

Zur Atmungsphysiologie der Vogelspinne
Eurypelma californicum
im Vergleich mit anderen Arachniden:
Stigmenweite und Herztätigkeit
als bestimmende Größen in Ruhe,
Aktivität und Erholung

Till Fincke

Disbui. München

1988





Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546201_0005

Zur Atmungsphysiologie der Vogelspinne Eurypelma californicum
im Vergleich mit anderen Arachniden:
Stigmenweite und Herztätigkeit als bestimmende Größen
in Ruhe, Aktivität und Erholung

Inaugural-Dissertation zur Erlangung des
Doktorgrades
der Fakultät für Biologie der
Ludwig-Maximilians-Universität
München

vorgelegt von
Till Fincke
aus Hamburg

Januar 1988

1. Berichterstatter: Prof. Dr. Bernt Linzen

2. Berichterstatter: Prof. Dr. Ulrich Smola

Tag der mündlichen Prüfung: 8.2.1988

Die vorliegende Arbeit wurde von März 1985 bis Dezember 1987 unter Leitung von Prof. Dr. Bernt Linzen und unter Betreuung von Dr. Rüdiger Paul am Zoologischen Institut der Universität München durchgeführt.

Bei Herrn Prof. Linzen bedanke ich mich für den Arbeitsplatz und sein stetes Interesse an der Arbeit.

Herrn Dr. Paul danke ich besonders für die hervorragende Betreuung, die freundschaftliche Unterstützung und seine ständige Bereitschaft zu konstruktiven Diskussionen.

Weiterhin danke ich Frau Helde Storz, Herrn Dipl.Biol. Josef Ritter und allen anderen Mitarbeitern der Abteilung für die hilfreiche Zusammenarbeit.

Inhalt

Zusammenfassung.....	1
Einleitung.....	3
Material und Methoden.....	7
Die Versuchstiere.....	7
Verwendete Geräte und Abkürzungen.....	7
O ₂ -Verbrauch in Ruhe, RQ und Q ₁₀	10
Bestimmung der respiratorischen Oberfläche.....	12
Lokomotorische Aktivität bei <u>Eurypelma</u>	13
CO ₂ -Abgabe in Ruhe, während und nach Aktivität.....	14
CO ₂ -Abgabe und Wasserverlust.....	16
CO ₂ -Abgabe und Herzfrequenz.....	18
Stigmenweite, CO ₂ -Abgabe und Herzfrequenz.....	23
$\dot{V}O_2$, $\dot{V}CO_2$, RQ, $\dot{M}H_2O$ und Herzfrequenz.....	31
Modulation der Atemgaszusammensetzung.....	40
Resultate.....	42
1. O ₂ -Verbrauch in Ruhe, RQ und Q ₁₀	42
2. Die respiratorischen Oberflächen von <u>Eurypelma</u> , <u>Pandinus</u> und <u>Cupiennius</u>	50
3. CO ₂ -Abgabe in Ruhe, während und nach Aktivität.....	54
4. Vergleich von Wasser- und CO ₂ -Abgabe.....	69
5. Herzfrequenz und CO ₂ -Abgabe.....	72
6. $\dot{V}O_2$, $\dot{V}CO_2$, RQ, Herzfrequenz und $\dot{M}H_2O$	78
7. Stigmenweite, CO ₂ -Abgabe und Herzfrequenz.....	91
8. Beeinflussung der Stigmenweite durch Modulation der Atemgaszusammensetzung.....	103
Diskussion.....	110
O ₂ -Verbrauch in Ruhe, RQ und Q ₁₀	110
Respiratorische Oberflächen.....	111

Ruhezustand von Atmung und Kreislauf.....	113
Atmung und Kreislauf während Aktivität.....	113
Herzfrequenz und O ₂ -Aufnahme nach Aktivität.....	114
CO ₂ -Abgabe nach Aktivität.....	115
Stigmenweite und CO ₂ -Abgabe.....	117
Schwankungen von Herzfrequenz, Atmung und Stigmenweite.	118
Gesamtverlauf von Atmung, RQ und Herztätigkeit nach Aktivität.....	119
Wasserverlust.....	122
Stigmenweite bei veränderter Atemgaszusammensetzung....	123
Literatur.....	125
Anhang.....	129

Zusammenfassung

1. Der O₂-Verbrauch von Eurypelma und Pandinus unter Ruhebedingungen ist sehr niedrig und liegt bei 1/6 des O₂-Verbrauchs anderer Poikilothermer gleichen Gewichts (Hemmingsen 1960). Bei beiden Tieren ist der Q₁₀ zwischen 20 und 30°C etwa 3,0. Der RQ von Eurypelma ist 0,71, das wichtigste Nahrungssubstat daher wahrscheinlich Fett.

2. Durch Erhöhung der Buchlungenzahl wird eine Erhöhung der respiratorischen Oberfläche erreicht. Die respiratorischen Oberflächen der 4-lüngigen Eurypelma sind bei gleichem Körpergewicht erheblich größer als die verschiedener anderer Spinnen (vorwiegend 2-lüngig; Anderson und Prestwich 1982), während die des 8-lüngigen Pandinus über 1,5 mal größer sind als bei Eurypelma.

3. Im Ruhezustand verläuft der Gasaustausch bei Eurypelma und Pandinus kontinuierlich. Eine diskontinuierliche Atmung wie bei Insekten tritt nicht auf. Die Stigmen der Buchlungen sind weitgehend geschlossen. Die Herzfrequenz von Eurypelma liegt bei 20 Schlägen/min.

4. Während maximaler lokomotorischer Aktivität reduziert sich der Gasaustausch bei Eurypelma teilweise bis auf null, was als Folge einer Perfusionsunterbrechung im Zusammenhang mit der hydraulischen Extension der Beine (Tiling 1987) interpretiert wird. Bei Pandinus reduziert sich der Gasaustausch nicht. Vor allem Eurypelma ermüdet sehr schnell, oft innerhalb 1 min. Beide Tiere gehen eine hohe O₂-Schuld ein, die in einer lang dauernden Erholungsphase abgetragen wird.

5. In der Erholungsphase nach 60 sec maximaler Aktivität erreichen bei ca. 15 g schweren Eurypelma O₂-Aufnahme mit 95 µl/min und Herzfrequenz mit 75 min⁻¹ (Mittelwerte) ihre Maxima bereits 2 bis 3 min nach Ende der Aktivität. Die Maxima der CO₂-Abgabe mit 55 µl/min und der Stigmenweite mit 2,98 mm² (Mittelwerte) werden erst 2 bis 10 min nach Ende der Aktivität erreicht. Der RQ sinkt in den ersten Minuten der Erholungspase bis auf ca. 0,5 ab. O₂-Aufnahme und Herzfrequenz verlaufen parallel und fallen nach

Überschreiten der Maxima schneller ab als die ebenfalls parallel verlaufende CO₂-Abgabe und Stigmenweite. Die Stigmenweite kontrolliert die CO₂-Abgabe.

Bei Pandinus ist die maximale CO₂-Abgabe nach gleicher Aktivitätsdauer etwa doppelt so hoch wie bei Eurypelma, die Erholungsphase jedoch erheblich kürzer. Dies kann mit der höheren respiratorischen Oberfläche von Pandinus zusammenhängen. Mit steigender Aktivitätsdauer erhöht sich bei Eurypelma und Pandinus die maximale CO₂-Abgabe und verlängert sich die Erholungsphase. Ähnliche Verhältnisse zeigt der Vergleich zwischen Cupiennius und Leiurus.

Eine Ventilation der Buchlungen durch Stigmenbewegungen wurde weder bei Eurypelma noch bei Pandinus oder Cupiennius beobachtet, auch nicht bei maximaler CO₂-Abgabe.

6. Die bei Eurypelma in der späten Erholungsphase auftretenden Schwankungen der O₂-Aufnahme und CO₂-Abgabe mit einer Periodenlänge von einigen Minuten werden durch Schwankungen der Herzfrequenz und damit der Perfusion verursacht.

7. Der Wasserverlust von Eurypelma (bewohnt Trockengebiete) und Pandinus (bewohnt Feuchtgebiete) in Ruhe ist bei beiden Tieren gering und zeigt keine wesentliche Unterschiede (0,082 bzw. 0,088 % Körpergewicht/h).

8. Die Stigmen von Eurypelma öffnen sich bei Atemluft mit erhöhtem CO₂- oder erniedrigtem O₂-Gehalt nach bestimmten Kennlinien. Sie sind bei einem PO₂ von ca. 0 Torr oder einem PCO₂ von ca. 25 Torr maximal geöffnet. Die Reaktion auf eine Änderung des CO₂-Gehaltes verläuft ohne Verzögerung, die auf Änderung des CO₂-Gehaltes mit Verzögerungen bis über 1 min. Dies liefert Hinweise auf die Lage der O₂- und CO₂-Rezeptoren.

Einleitung

Die Arachniden gehören als phylogenetisch sehr alte Tiergruppe zu den ersten Tieren, die zum reinen Landleben übergingen und dabei auch entsprechende Atmungsorgane entwickelten. Obwohl die Differenzierung in Spinnen und Skorpione bereits im Karbon vollzogen war und sich vor allem die Skorpione seitdem nur noch wenig verändert haben, sind die Atmungsorgane beider Gruppen, die Buchlungen, bis heute einander sehr ähnlich. Die Arachniden besitzen damit eines der phylogenetisch ältesten Luftatmungssysteme. Seit ihrer Entstehung sind sie bis heute eine sehr erfolgreiche Gruppe und stellen nach den Insekten mit ca. 37000 rezenten Arten die zweitgrößte Klasse der Arthropoden. Dennoch ist über ihre Atmungsphysiologie im Vergleich zu der der Insekten und auch Crustaceen nur wenig bekannt.

Die zur vorliegenden Arbeit untersuchten Spinnen besitzen ausschließlich Buchlungen und keine zusätzlichen Tracheen, wie dies bei vielen kleineren Spinnen der Fall ist. Dies erlaubt direkte Vergleiche zu den Skorpionen, bei denen keine Tracheen vorkommen. Die Buchlungen bestehen aus einer oft hohen Anzahl flacher sackartiger Einstülpungen der Cuticula, den Sacculi, die stapelartig aufeinander liegen. Die zwischen den Sacculi strömende Hämolymphe tauscht die Atemgase über die sehr dünne chitinöse Sacculuswand aus und wird dabei arterialisiert. Alle Sacculi einer Buchlung münden in einen gemeinsamen Lungenvorhof, das Atrium, das wiederum über einen in der Weite veränderlichen Spalt, das Stigma, mit der Außenwelt verbunden ist. Die Rückwand des Atriums kann zusammen mit dem Stigma aktiv bewegt werden.

Zur Funktionsweise der Buchlungen gab es zwei Theorien: Willem (1917) und Hill (1977) vermuteten eine durch herzschlagbedingte Blutdruckänderungen hervorgerufene Ventilation der Sacculi (Hemolymph-Bellows-Hypothese), Kästner (1929) und Krogh (1941) nahmen an, daß bei den geringen Dimensionen der Buchlungen Diffusion alleine für den Gasaustausch ausreiche und daher keine Ventilation notwendig sei. Experimentelle Untersuchungen an den Buchlungen der Vogelspinne Eurypelma californicum (Fincke 1985, Paul et al. 1987) zeigten, daß das Ventilationsvolumen immer, auch bei maximaler O₂-Aufnahme, geringer ist als das dabei aufgenommene O₂-Volumen und zudem keine Korrelation zwischen beiden Größen

feststellbar ist. Berechnungen zur O₂-Diffusion bestätigten, daß diese alleine ausreicht, um auch maximale O₂-Aufnahme zu ermöglichen. Es wurde angenommen, daß das in der Weite veränderliche Stigma einen den Gasaustausch kontrollierenden Diffusionsregler darstellt. Dies konnte bisher aber nicht nachgewiesen werden. Es ist zwar bei Spinnen bekannt, daß sich die Stigmen öffnen, wenn die Atemluft einen erhöhtem CO₂-Gehalt (Hazelhoff 1926, Robinson und Paim 1969) oder vermindertem O₂-Gehalt hat (Robinson und Paim 1969). Dabei wurden zum Teil "flatternde" Stigmenbewegungen beobachtet, deren Zusammenhänge mit der Atmung jedoch nicht geklärt. Anderson und Prestwich (1985) interpretierten Schwankungen der O₂-Aufnahme im Minutenbereich bei aktiven Vogelspinnen als Ventilation. Über die Rolle der Buchlungen beim Gasaustausch sowie deren Regelung ist also nur sehr wenig bekannt.

Die Leistungsfähigkeit der Atmung und der "aerobic scope" lassen sich am besten bei maximaler lokomotorischer Aktivität untersuchen. Die O₂-Aufnahme, CO₂-Abgabe, die Herzfrequenz und auch die Blutgaskonzentrationen erreichen hier die Höchstwerte.

Die O₂-Aufnahme während und nach langsamer lokomotorischer Aktivität wurde von Herreid (1982) und Anderson und Prestwich (1985) an Vogelspinnen untersucht. In beiden Arbeiten überschritten die Tiere trotz der geringen Laufgeschwindigkeit die anaerobe Schwelle und gingen eine O₂-Schuld ein, die in langdauernden Erholungsphasen abgetragen wurde. Dies wird von Anderson und Prestwich (1985) gestützt durch die Messung eines hohen postaktiven Laktatspiegels der Hämolymphe. Zur CO₂-Abgabe gibt es bisher keine vergleichbaren Versuche. Die Leistungsfähigkeit der Atmungsorgane muß selbstverständlich auf die übrigen Teilsysteme des Gastransports, wie Perfusion, O₂- und CO₂-Transportkapazität des Blutes usw. abgestimmt sein. Bei Spinnen und Skorpionen liegen dazu aber erst sehr wenige Untersuchungen vor. Die Herzfrequenz von Vogelspinnen in Ruhe und nach Aktivität wurde vor allem von Sherman und Pax (1970), Stewart und Martin (1974), Anderson und Prestwich (1985) und Tiling (1986, Eurypelma californicum) bestimmt, jedoch nicht der jeweilige Gasaustausch gemessen. Die venösen und arteriellen O₂-Partialdrucke und pH-Werte der Hämolymphe von Eurypelma californicum wurden von Angersbach (1978) untersucht, der

arterielle CO_2 -Partialdruck von Loewe und Brauer de Eggert (1979). Diese Arbeiten wurden zum Teil an verschiedenen Arten unter verschiedenen Versuchsbedingungen durchgeführt, sodaß ein direkter Vergleich der Ergebnisse nur schwer möglich ist. Daher konnten bisher nur wenig quantitativen Aussagen über die Zusammenhänge zwischen Gasaustausch, Stigmenweite und Herzfrequenz gemacht werden. In der vorliegenden Arbeit wird der Gaswechsel und einige daran beteiligte Systeme bei der Vogelspinne Eurypelma californicum untersucht. Es wurden neben den respiratorischen Oberflächen der O_2/CO_2 -Austausch und Herzfrequenz in Ruhe, während und nach definierter maximaler Aktivität zum Teil parallel bestimmt. Mit einer neuartigen Methode wird die CO_2 -Abgabe einzelner Buchlungen parallel zur jeweiligen Stigmenöffnung und Herzfrequenz kontinuierlich gemessen und damit untersucht, in welchem Verhältnis die drei Meßgrößen zueinander stehen und ob das Stigma als Diffusionsregler angesehen werden kann. In weiteren Versuchsreihen wird der Einfluß von Atemluft mit erhöhtem CO_2 - und erniedrigtem O_2 -Gehalt auf die Stigmenweite gemessen, die Auskunft über Vorhandensein und eventuelle Lage von Chemorezeptoren geben.

Da es für die Skorpione kaum Daten zur Atmungsphysiologie gibt, wurden zahlreiche Versuche, so auch die Bestimmung der respiratorischen Oberflächen, außer an Eurypelma auch am Kaiserskorpion Pandinus imperator durchgeführt. Ein Vergleich ihrer respiratorischen Leistungsfähigkeit - Skorpione haben doppelt so viele Buchlungen wie die Vogelspinnen - erlaubt Aussagen über die Leistungsfähigkeit des Buchlungenprinzips. Vergleichende Messungen des Wasserverlusts von Eurypelma, einem Bewohner arider Zonen, und von Pandinus, einem Regenwaldbewohner, sollen Hinweise auf Mechanismen zur Wassereinsparung geben. In einigen Versuchsreihen werden auch die Wolfsspinne Cupiennius salei und der Skorpion Leiurus quinquestriatus mit in die Untersuchungen einbezogen.



Material und Methoden

Die Versuchstiere

Die Vogelspinne Eurypelma californicum (bezogen von Carolina Biological Supply Company, Burlington, N.C., USA) ist in den Trockengebieten der südlichen USA und in Mexiko weit verbreitet. Die 2,5 bis 23,3 g schweren Tiere werden in Plastikwannen (ca. 40 * 40 * 15 cm) mit einem Boden aus Torfmoß gehalten und monatlich mit drei Schaben oder Heimchen und einer neugeborenen Maus gefüttert. Wasser steht ad lib. zur Verfügung.

Der Kaiserskorpion Pandinus imperator (Tiergroßhandel P. Hoch, Waldkirch i. Br.) kommt im tropischen Westafrika vor. Die 6 bis 22 g schweren Tiere werden wie Eurypelma californicum gehalten.

Die Wolfsspinne Cupiennius salei (Nachzucht von Tieren aus dem Labor Prof. Barth, Zool. Inst. Frankfurt) lebt in den temperierten Zonen im tropischen Mittel- und Südamerika. Die 2,5 bis 3,6 g schweren Tiere werden in Einmachgläsern mit feuchtem Torfboden gehalten und wöchentlich mit einer Fliege oder Schabe gefüttert.

Der Skorpion Leiurus quinquestriatus, Fam. Buthidae (aus Beständen des Instituts) lebt in ariden Zonen Nordafrikas und im vorderen Orient. Die 1,4 bis 4,3 g schweren Tiere werden wie C. salei gehalten, jedoch auf trockenem Sandboden.

Die Temperatur im Tierhaltungsraum beträgt ca. 25°C.

Verwendete Geräte

- CO₂-Meßgerät URAS 2T (Hartmann & Braun), Küvettenlänge 210 mm, (CO₂-Gehalt strömender Luft, Differenzmessung)
- O₂-Meßgerät Ametek S - 3 A/II (Applied Electrochemistry), (O₂-Gehalt strömender Luft, Differenzmessung)
- Feuchtemeßgerät Vaisala HMP 113Y mit Feuchtesonde Humicap (relative Feuchte, Temperatur)
- Balken - Analysenwaage Sartorius DP 3 mit Induktionsweggeber TWK IWE 09/8 (H₂O-Abgabe, Differenzmessung)
- Gasmischpumpen (Wösthoff 201/a-F)
- Schlauchpumpe Gilson Minipuls II
- Membranluftpumpen Wisa, Eppendorf, Applied Electrochemistry

und andere

- O₂, N₂, CO₂ in techn. Qualität, O₂ auch in med. Qualität (Linde)
- PVC-Schläuche als Gasleitungen
- Einwegkanülen als Strömungsdrösseln
- Strömungsmesser Rotameter Serie L (Rota Apparatebau)
- Chemikalien in p.a. oder techn. Qualität (Fluka, Merck)
- Videokamera (Visesta 2000) mit Balgenauszug und Objektiv 1,4:50 (Nikon) zur Messung der Stigmenweite
- Monitor Sanyo DM 8212 CX
- Video-Digitizer zur Kontrastverbesserung (Video 1000 mit Apple II+ Computer)
- 2-Kanalschreiber (Latek, BBC/Metrawatt)
- Hoch-Tiefpass-Kombination mit nachgeschaltetem Frequenz-Spannungswandler (Analog Devices AD 451 J) zur Herzfrequenzmessung (Schaltplan im Anhang)
- Drucksensoren für Respirometer und Herzfrequenzmessung (Sensym LX06002 D, betrieben mit Spannungsreferenz LH 00700H, Instrumentenverstärker Burr-Brown INA 101)
- 12-bit ADC mit 4-Kanal-Vorverstärker (Schaltplan im Anhang)
- 4-Kanal-Analogbandspeicher (Telefunken MAS 54 / Nagra III)
- Apple II+ Computer (Programme Scientific Plotter II, Curve Fitter, Vidichart und andere)
- Nadeldrucker Epson RX 80, NEC P6

Verwendete Abkürzungen

$\dot{V}O_2$	Sauerstoffverbrauch pro Zeit (ml/h oder μ l/min)
$\dot{V}CO_2$	Kohlendioxidabgabe pro Zeit (ml/h oder μ l/min)
RQ	respiratorischer Quotient (VCO_2/VO_2)
$\dot{M}H_2O$	Wasserabgabe pro Zeit (μ g/min)
F _{resp}	respiratorische Oberfläche
f _o	Grenzfrequenz eines Hoch- oder Tiefpasses (Hz)
t _{63x} /t _{90x}	Zeitkonstante einer Meßanordnung, bei der nach einem Stufensignal 63% bzw. 90% des Endwertes erreicht wird
W _s	Öffnungsquerschnitt der Stigmen, Stigmenweite (mm ²)
f _H	Herzfrequenz (Schläge/min)
r.F.	relative Feuchte (%)

STPD	Standardbedingungen (0°C, 760 Torr, 0 %r.F.)
ATPD	Versuchsbedingungen (meist 22°C, 720 Torr, 0 %r.F.)
r	Korrelationskoeffizient
s	Standardabweichung
Q ₁₀	Faktor der VO ₂ -Erhöhung bei einer Temperaturerhöhung um 10°C, hier von 20°C auf 30°C
ADC	Analog-Digital-Wandler
AC	Wechselstrom
DC	Gleichstrom

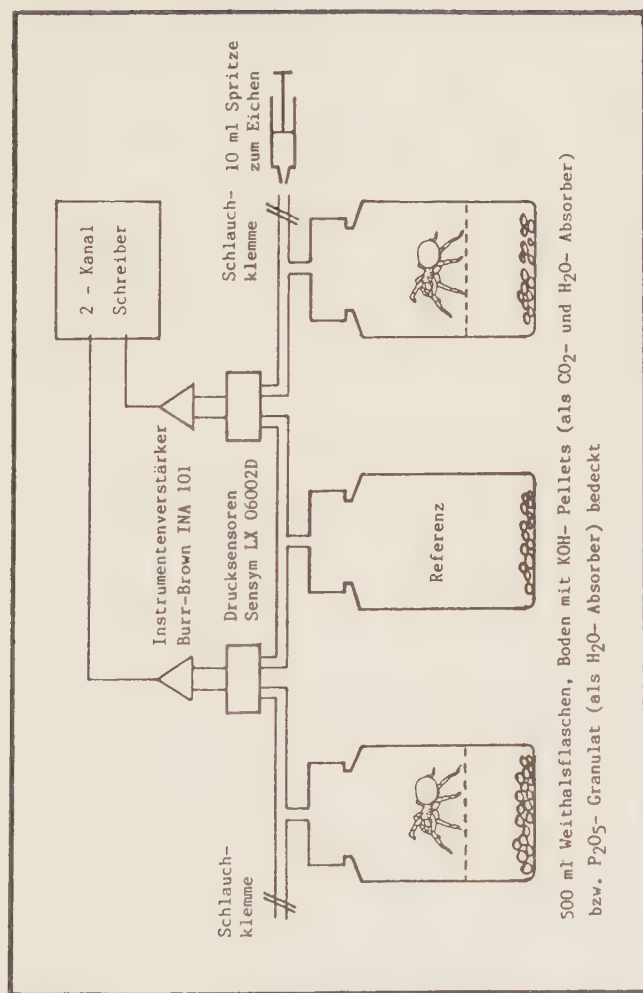
O₂-Verbrauch in Ruhe, RQ und Q₁₀

Der Sauerstoffverbrauch und RQ unter Ruhebedingungen wurde in Differenzrespirometern gemessen, die den Druckabfall im Meßgefäß - verursacht durch den Sauerstoffverbrauch des Versuchstieres - gegenüber einem gleichartigen Referenzgefäß mit Hilfe von Drucksensoren kontinuierlich aufzeichnen (Abb.1). Die Differenzmessung ist unbeeinflusst von Schwankungen des äußeren Luftdrucks. Die doppelte Anordnung von Meßgefäß (500 ml Weithalsflaschen aus Glas), Drucksensor, Vorverstärker und ein Zweikanalschreiber ermöglichte die gleichzeitige Messung an zwei Tieren. Die ganze Anlage stand in einer dunklen Klimakammer bei 20 bzw. 30°C.

Zur Messung des O₂-Verbrauchs war der Gefäßboden mit KOH-Plättchen bedeckt. KOH absorbiert CO₂ und stellt bei 25°C eine r.F. von 0,06 % (Weast, Handbook of Chemistry) ein, absorbiert Wasser also fast vollständig. Für die Messung von ($\dot{V}O_2 - \dot{V}CO_2$) zur späteren RQ-Berechnung wurde stattdessen P₂O₅-Granulat verwendet, das Wasser bis zu einer rel. Feuchte von 10⁻⁵ %, CO₂ jedoch nicht absorbiert. Bei Vorversuchen zu dieser Meßreihe ohne jeden Absorber ergab sich häufig nur eine sehr unregelmäßige oder gar keine Druckabnahme, weil sich unter Umständen das CO₂ in Kondenswassertröpfchen lösen konnte. Nur bei trockener Luft nahm der Druck mehr oder weniger kontinuierlich ab.

Zur Überprüfung der Anlage wurden mit einer Spritze 10 ml Luft herausgezogen (dies entspricht etwa dem Tages-O₂-Verbrauch von Eurypelma) und die Schlauchklemmen geschlossen. Der Unterdruck blieb über 2 Tage stabil, die Gefäße waren also dicht. Wurden 10 ml CO₂ über einen dünnen Schlauch in die Mitte des Meßgefäßes gedrückt, sank der Druck entsprechend dem absorbierten Gasvolumen (CO₂ und H₂O) und blieb dann stabil. Das KOH hatte das CO₂ und H₂O vollständig absorbiert. Bei der Verwendung von P₂O₅ änderte sich der Druck nur entsprechend dem absorbiertem Wasserdampfgehalt der Luft.

Vor den Messungen kamen die Tiere 2 Tage zum Adaptieren an die Versuchstemperatur von 20 oder 30°C in die Klimakammer. Die anschließenden Messungen dauerten 24 bis 52 h. Ein vor jeder Messung mit einer Spritze angelegter Unterdruck entsprechend 10 ml diente als Eichung für die folgende Messung. Als Ruhewert galt der



Klimakammer

Abb.1

Differenzrespirometer zur Messung von $\dot{V}O_2$, RQ und Q₁₀ unter Ruhebedingungen

jeweils geringste über mindendestens 5 h dauernde Druckabfall. Der Absolutdruck in den Respirometern sank bei 30°C in zwei Tagen durch den O₂-Verbrauch im Durchschnitt nur um ca. 30 Torr oder 4 % des Barometerdrucks. Die sich dadurch geringfügig ändernden Bedingungen blieben unberücksichtigt.

Die respiratorischen Quotienten ergaben sich aus den beiden Meßreihen bei 30 °C nach $[(\dot{V}O_2 - \dot{V}CO_2) - \dot{V}O_2] / \dot{V}O_2 = \dot{V}CO_2 / \dot{V}O_2 = RQ$. Zur Messung von $\dot{V}O_2$ bei erhöhter relativer Feuchte kamen durchnäßte Löschpapierballen zu den Tieren in die Respirometer. In der Nähe des Absorbers herrschte zwar eine niedrige relative Feuchte (r.F.), die Tiere saßen aber auf oder direkt neben den Vliespapierballen, also im Bereich erhöhter r.F.. Bei der Umrechnung in STPD-Bedingungen wurde ein Wasserdampfdruck entsprechend 50 % r.F. angenommen. Um die verschiedenen Meßreihen bei 20°C und 30°C, 0% r.F. und erhöhter r.F. besser vergleichen zu können, wurden sie möglichst an denselben Individuen durchgeführt.

Bestimmung der respiratorischen Oberfläche

Zur Abschätzung der respiratorischen Oberfläche wurden einzelne Buchlungen von Eurypelma, Pandinus und Cupiennius freipräpariert und nach Entfernen der Atriumrückwand von der Atriumseite mit Makroobjektiv und Balgenauszug oder durchs Binokular (Diafilm Ektachrome 200) fotografiert. Am projizierten Dia ließen sich die Eingangsschlitze der Sacculi leicht abzählen. Konnte die Sacculizahl wegen mangelnder Bildschärfe nicht ermittelt werden, wurden als Sacculizahl die Mittelwerte für Eurypelma nach Focke (1981) und für Pandinus nach Vyas & Laliwala (1972: Angaben für den nahe verwandten, ähnlich großen Skorpion Heterometrus fulvipes, beide Unterfamilie Scorpioninae) verwendet. Weiterhin wurden von jeder Lunge möglichst viele (bis zu acht) aus mehreren Sacculi bestehende Stapel herauspräpariert, auf Millimeterpapier gelegt und auf Diafilm aufgenommen. Die mit dem Diaprojektor auf Papier projizierten Umrisse der Millimeterpapierquadrate und der Sacculistapel wurden nachgezeichnet, ausgeschnitten und gewogen. Über das Gewicht dieser Papierschlabben ließ sich die Fläche der einzelnen Sacculistapel berechnen. Die gemittelte Fläche aller Sacculistapel einer Lunge multipliziert mit dem Faktor zwei (jeder

Sacculus hat zwei Seiten) ergab die respiratorische Oberfläche einer Buchlung. Nach Möglichkeit wurden die Flächen der einzelnen Buchlungen eines Individuums getrennt vermessen. Die gesamte respiratorische Oberfläche ergab sich aus dem Produkt aus der mittleren Fläche der tatsächlich vermessenen Buchlungen und der Gesamtzahl der Buchlungen des Tieres (2 bei Cupiennius, 4 bei Eurypelma, 8 bei Pandinus).

Lokomotorische Aktivität von Eurypelma

Verschiedene Vorversuche zeigten, daß sich Eurypelma wie viele andere Spinnen (z.B. Foelix 1979) nicht zu länger anhaltender Lokomotion stimulieren läßt. Eurypelma neigt bei Stimulation eher zu schnellen Lokomotions- oder Abwehrbewegungen, bei der sie zwar erstaunliche Kräfte aufbringt, aber sehr rasch, meist nach ein oder zwei Minuten, ermüdet. Unter Berücksichtigung dieses Verhaltens wurden Atmung und Herztätigkeit während und nach lokomotorischer Aktivität daher nicht - wie bei anderen Tieren üblich - z.B. auf einem Laufband bei definierter Geschwindigkeit gemessen, sondern bei kurzer maximaler Aktivität von 0,5 bis 5 min, in späteren Versuchen nur 1 minütiger Dauer. Weiterhin können nur mit maximaler Aktivität die Grenzen der Leistungsfähigkeit untersucht werden. Die Stärke der Aktivität wird dabei lediglich über die Aktivitätsdauer bestimmt. Die einzelnen Meßzyklen umfassen jeweils Ruhewert, maximale Aktivität und die meist langdauernde Erholungsphase, die bei Eurypelma eine Stunde weit überschreiten kann. Zum Vergleich mit Eurypelma wurden teilweise Teil dieselben Messungen am Skorpion Pandinus durchgeführt. Er scheint weniger schnell zu ermüden. Die Laufbewegungen von Pandinus wirken aber weniger kräftig als von Eurypelma.

Das unterschiedliche Verhalten von Spinnen und Skorpionen verdeutlichen vergleichende Versuche an Cupiennius und Leiurus. Die Tiere standen bei den Versuchen nicht kurz vor der Häutung, wurden vor den Versuchen mindestens 2 Tage an die Laborbedingungen adaptiert und dabei nicht gefüttert.

CO₂-Abgabe in Ruhe, während und nach Aktivität

Zur kontinuierlichen Messung der CO₂-Abgabe kamen die Tiere in eine von Luft durchstömte (500 ml/min) Kammer (ϕ = 8 cm, h = 3,2 cm), durch deren mit Löchern versehenen Boden die angereicherte Luft in das CO₂-Meßgerät gelangte (Abb.2). Die Tiere konnten über ein ebenfalls in der Kammer befindliches Magnetrührstäbchen von außen mit einem Hufeisenmagneten zur Lokomotion stimuliert werden. Der von CO₂ und H₂O gereinigte (Patronen mit KOH-Plätzchen) Luftstrom passierte nacheinander zur Durchflußkontrolle einen Strömungsmesser mit Einstellventil, die Referenzküvette des CO₂-Meßgerätes, die Kammer mit dem Versuchstier und die Meßküvette des CO₂-Meßgerätes. Zur Eichung förderte eine Schlauchpumpe mit 0,5 ml/min Gasmischungen mit 1 bis 10 % CO₂ ins Meßsystem. Das entspricht 5 bis 50 $\mu\text{lCO}_2/\text{min}$ oder - bei der gegebenen Durchflußrate von 500 ml/min - einer Verdünnung auf 10 bis 100 ppm im CO₂-Meßgerät. Die Anlage arbeitet auch in diesem Bereich linear (Abb.5a). Die Förderleistung der Schlauchpumpe wurde vor jeder Eichung überprüft. Die Zeitauflösung des Systems errechnet sich aus der Durchflußrate, den Totvolumina des URAS (60 ml), sowie den Volumina der Versuchskammer (160 ml) und der Schlauchverbindungen (ca. 10 ml) zu ca. 30 sec. Tatsächlich war die Zeitauflösung besser, da die Tiere in der Kammer dicht über den Absauglöchern saßen, und das aus den ventral liegenden Buchlungen strömende CO₂ sofort in das CO₂-Meßgerät gelangte. Die Zeitauflösung reduziert sich dabei auf minimal 10 sec. Auf ins Innere der Versuchskammer gegebene Stufensignale von 0 bis 10, 20 oder 30 $\mu\text{lCO}_2/\text{min}$ reagierte das System mit den Zeitkonstanten $t_{63\%}$ = ca. 6,5 sec und $t_{90\%}$ = 10 bis 13 sec (Abb.5b).

Das vom URAS abgegebene DC-Signal von 0 bis 20 mV wurde 100-fach verstärkt und über einen ADC mit einer Abtastrate von 2,5 sec an einen Rechner weitergegeben. Die maximale Speicherkapazität betrug 2000 Werte oder 83 min. Die Versuche begannen erst, wenn sich die Tiere nach dem Einsetzen in die Versuchskammer beruhigt hatten (mindestens 30 min). Ein Meßzyklus umfaßte die CO₂-Abgabe vor (Ruhewert) und während maximaler Aktivität (normierte Stimulationsdauer von 30, 60, 120, 240 oder 300 sec) sowie die anschließende längere Erholungsphase. Zur weiteren Auswertung wurden die abgespeicherten Datensätze zunächst einzeln ausgedruckt

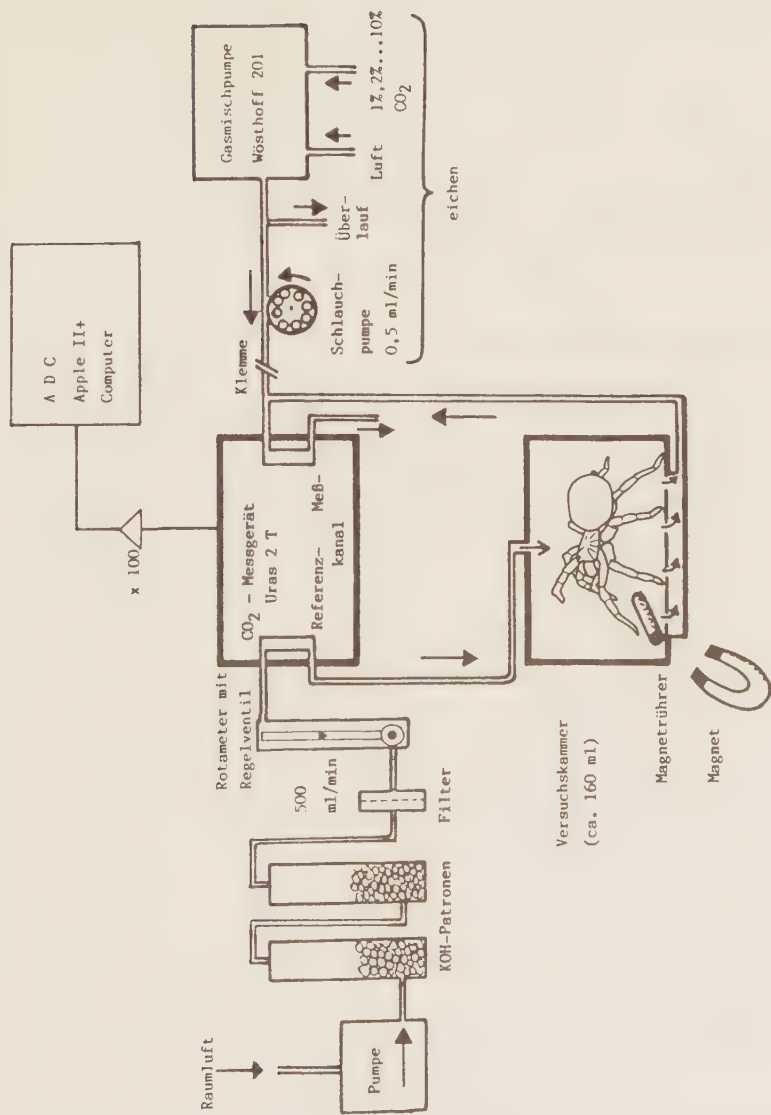


Abb. 2 Aufbau zur Messung von $\dot{V}\text{CO}_2$

und die Erholungszeiten, Ruhe- und maximale CO₂-Abgabe und der jeweilige Verlauf der CO₂-Abgabe abgelesen. Als Maß für die Erholungszeit diente diejenige Zeit, bei der die halbe Differenz zwischen Ruhe- und maximaler CO₂-Abgabe in der Erholungsphase wieder unterschritten war (Halberholungszeit), beginnend zum Zeitpunkt der maximalen CO₂-Abgabe.

Mit besonderen Programmen wurden die Datensätze der einzelnen Versuchsreihen gemittelt und die gesamte CO₂-Mehrabgabe über dem Ruhewert ("Gesamt-CO₂") vermessen. Die Temperatur in der Versuchskammer betrug 22°C. Als Versuchstiere dienten Eurypelma, Pandinus, Cupiennius und Leiurus.

CO₂-Abgabe und Wasserverlust

Der oben beschriebene Versuchsaufbau (Abb.2) wurde durch eine Analysenwaage zur Messung des Wasserverlustes ergänzt (Abb.3). Zwei gleichartige Strömungsdrosseln ($\phi = 0,4$ mm, $l = 30$ mm) teilten die zugeführte CO₂- und H₂O-freie Trägerluft in zwei gleich starke Luftströme zu je 1000 ml/min. Die Strömung in den Drosseln war sehr hoch ($v = 477$ km/h !). Wegen des hohen Strömungswiderstandes hatte ein Abklemmen des einen Teilstromes keine am Rotameter meßbare Strömungsänderung des anderen Kanals zur Folge. Während der Messungen wurde daher nur noch einer der beiden Teilströme am Rotameter kontrolliert. Ein Teilstrom führte über Versuchskammer und CO₂-Meßgerät zu einem mit H₂O-Absorber (P₂O₅-Granulat) ausgekleideten Kunststoffzylinder, der das vom Tier abgegebene Wasser band und damit an Gewicht zunahm. Der Kunststoffzylinder mit dem Absorber war auf der einen Waagschale einer Analysenwaage befestigt. Der andere Teilstrom führte als Referenz in einen zweiten Absorber auf der anderen Waagschale. Die Luftzuführung zu den Absorbern war mit dem Tisch fest verbunden. Dadurch waren die beiden Bauteile mechanisch entkoppelt. Die waagerechte Anordnung ließ den entstehenden Strömungsdruck auf die Absorberfläche quer zur Arbeitsrichtung der Waage wirken und damit nicht in die Wägung eingehen. Durch die tief in die Absorberzylinder ragenden Luftzuführungen wurde die Absorberfläche vollständig ausgenutzt. Die Strömung von 1 l/min aus den Absorbern verhinderte den Kontakt der Absorber mit der Umgebungsluft.

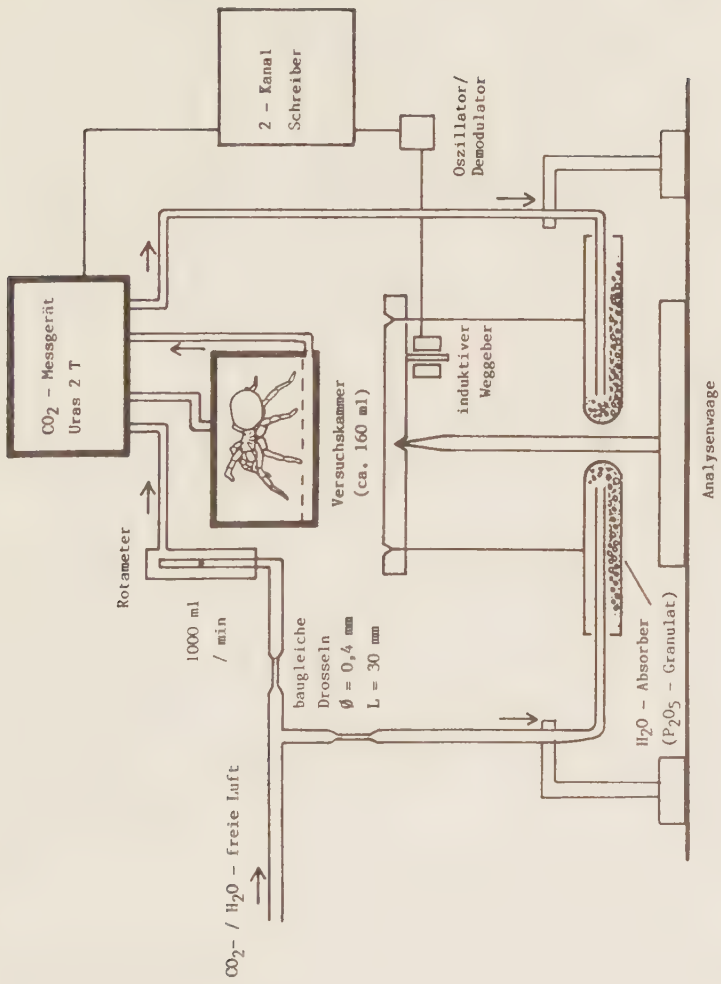


Abb. 3

Aufbau zur Messung von $\dot{V}\text{CO}_2$ und $\dot{M}\text{H}_2\text{O}$

Die Stellung der Waage wurde mit einem berührungslosen induktiven Weggeber abgetastet und das der Auslenkung entsprechende Signal auf einen Schreiber gegeben. Die Anzeige des Weggebers arbeitete linear (Abb.5c). Die Eichung erfolgte mit den in der Waage eingebauten Reitergewichten. Die Differenz des H_2O -Gehalts zwischen Meß- und Referenzluft war nun als Gewichtsveränderung an der Waage und am Schreiber ablesbar. Das Einspritzen von 1, 2 und 5 μ l dest. Wasser in die Versuchskammer (Mikrometerspritze) bewirkte eine Gewichtserhöhung des Absorbers von 1, 2 und 5 mg. Das Wasser wurde also vollständig absorbiert. Die Anzeige des CO_2 -Meßgerätes reagierte dabei nicht. Während der Eichung des CO_2 -Meßgerätes reagierte wiederum die Waage nicht. Beide Meßgeräte arbeiten also selektiv. Am Schreiberprotokoll wurde durch Anlegen von Tangenten in Abständen von 2, 5 oder 5 min (entsprechend der Gewichtszunahme der Absorber) die jeweilige H_2O -Abgaberate bestimmt und mit der parallel aufgezeichneten CO_2 -Abgabe verglichen. Wurde CO_2 -haltige Luft mit 100 % r.F. in die Versuchskammer gespritzt, reagierten die CO_2 - und H_2O -Messung mit fast gleicher Zeitkonstante ($t_{90\%}$ = ca. 6 sec). Die Handhabung der H_2O -Absorber (P_2O_5 ist sehr aggressiv), deren Funktionskontrolle sowie die Ausrichtung der Absorberzylinder auf den Waagschalen gegenüber den Luftzuführungen (beide durften sich nicht berühren) waren sehr umständlich. Es gelang daher nicht immer, die H_2O -Messung driftfrei und stabil zu halten. Als Nulllinie galt die lineare Verbindung zwischen den Nullwerten vor und nach dem Versuch. Eventuelle nicht-lineare Drifts während der Messung können aber nicht ausgeschlossen werden.

Es wurden Messungen an Eurypelma und Pandinus bei einer Stimulationsdauer von 60 sec durchgeführt.

CO_2 -Abgabe und Herzfrequenz

Zur parallelen Messung von CO_2 -Abgabe und Herzfrequenz diente im Prinzip dieselbe Anordnung wie zur Messung der CO_2 -Abgabe (Abb.2). In einer modifizierten Versuchskammer wurde hier außerdem die herzsynchrone Verformung der dorsalen Cuticula des Opisthosomas abgetastet (Abb.4). Ein auf dem Carapax der Spinne mit Wachs-Colophonium-Gemisch befestigtes Vierkantröhrchen aus Messing ließ

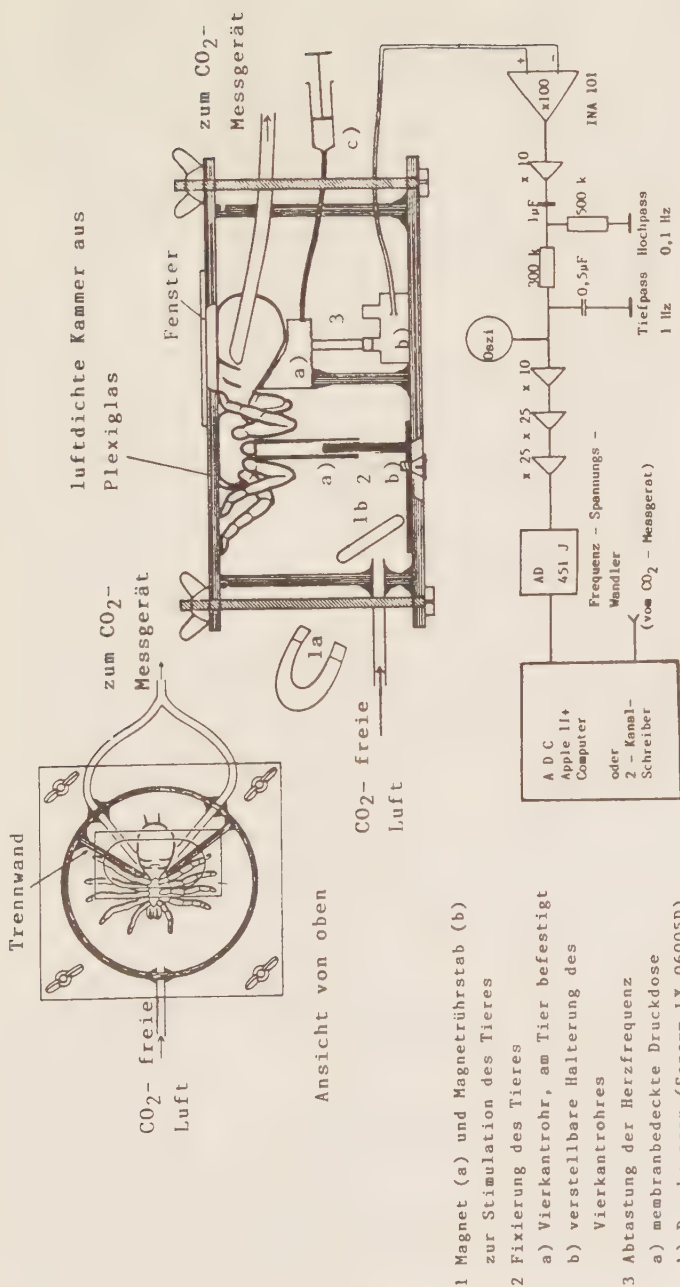


Abb. 4

Fixierung von Eurypelma zur gleichzeitigen $\dot{\text{V}}\text{CO}_2$ - und Herzfrequenzmessung

sich über einen passenden Vierkantstab schieben, der - in verstellbaren Positionen - im Inneren der Versuchskammer befestigt war. Das Prosoma war damit in der Lage fixiert. Dennoch blieben die Beine frei beweglich. Auch die Bewegungen des (dorsal rasierten) Opisthosomas blieben während Aktivität so gering, daß die Abtastung der Herzfrequenz weitgehend störungsfrei verlief. Eine Trennwand fixierte das Opisthosoma seitlich und verhinderte, daß das Tier mit den Hinterbeinen die Abtastung stören konnte. Trotz der Fixierung ließen sich die Tiere zu heftiger Aktivität (Abwehrbewegungen, Biß in das Magnetrührstäbchen u.s.w.) stimulieren. Die Abtastvorrichtung selbst bestand aus einer mit Teflonmembran bedeckten Druckdose. Auf der entsprechend geformten Membran kam die dorsale Cuticula des Opisthosomas zu liegen. Die dabei entstehenden herzschragsynchronen Druckänderungen wurden von einem Drucksensor erfaßt. Die Druckdose war mit Wasser gefüllt, und mit einer angeschlossenen Spritze konnten Vordruck und Wölbung der Membran so eingestellt werden, daß der Drucksensor ein möglichst starkes Signal abgab.

Normalerweise entstand bei der Abtastung der Herzfrequenz nach einem Hochpass ($f_0 = 1$ Hz) ein herzschrages Signal mit einem niedrigen und einem sehr hohen Maximum, das als Triggersignal für den nachgeschalteten Frequenz-Spannungswandler (Analog Devices AD 451J) diente. Zu unregelmäßigen Zeitpunkten wurde das niedrige Maximum annähernd so groß wie das sehr hohe ("Doppelpulse") und wirkte nun ebenfalls als Triggersignal. Ein dem Hochpass nachgeschalteter Tiefpass ($f_0 = 0,1$ Hz) verschmolz beide Maxima, um Fehlmessungen zu verhindern. Diese Hoch-Tiefpasskombination mit nachgeschaltetem Wandler gab nun eine linear herzfrequenzabhängige Spannung ab (Kennlinie Abb.5d). Bei einem stufenförmigen Frequenzwechsel dauerte es ca. drei Perioden, um die Ausgangsspannung auf den neuen entsprechenden Wert zu bringen. Die Zeitkonstante ist daher frequenzabhängig (z.B. von 30 auf 70 Schläge/min in ca. 2,6 sec).

Die vom Tier mit CO_2 angereicherte Luft wurde dicht (ca. 5 bis 10 mm) über den Stigmen links und rechts über zwei (später zusammenführende) Rohre mit 1000 ml/min abgesaugt, um die Zeitaufösung möglichst hoch zu halten. Bei den gegebenen Totvolumina der Verbindungsschräume und des CO_2 -Meßgerätes lag sie bei etwa 5 sec.

Die beiden Ausgangssignale wurden mit einem 2-Kanalschreiber aufgezeichnet, parallel über einen ADC und einen Rechner abgespeichert und später ausschnittsweise vergrößert und ausgedruckt. Die Auswertung von Herzfrequenz und CO₂-Abgabe über den Gesamtverlauf der Meßzyklen (nach einer Stimulationsdauer von 60 sec) erfolgte am Schreiberpapier zu jeder Minute, im späteren Erholungsverlauf alle 2 Minuten.

Diese Messungen konnten nur an Eurypelma durchgeführt werden.

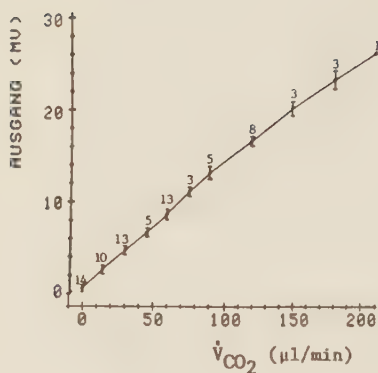


Abb. 5a

Kennlinie der $\dot{V}_{CO_2}$ - Messung mit URAS 2T, Einstellung 30 mit Anzahl der Eichungen und Standardabweichung

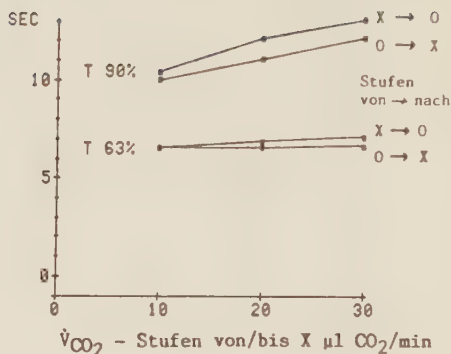


Abb. 5b

Zeitkonstanten $t_{63\%}$ und $t_{90\%}$ bei verschiedenen Stufensignalen von 0 bis 10, 20 oder 30 $\mu l CO_2/min$ und zurück auf 0 bei einer Durchflußrate von 500 ml/min

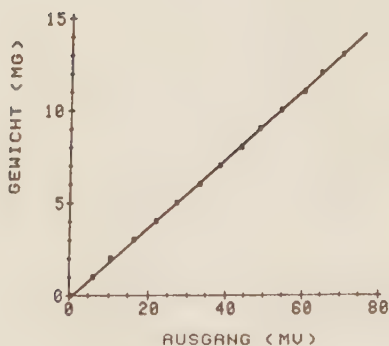


Abb. 5c

Kennlinie der Analysenwaage mit induktivem Weggeber

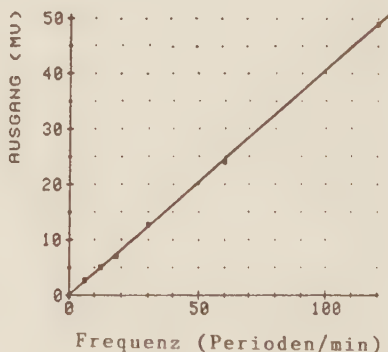


Abb. 5d

Kennlinie des Frequenz-Spannungswandlers AD 451 J

Stigmenweite, CO₂-Abgabe und Herzfrequenz

Zur Messung der Stigmenweite und der gleichzeitigen CO₂-Abgabe desselben Stigmas wurde eine neuartige optische Methode angewendet und die Befestigung der Tiere, die Abtastung der Herzfrequenz, der Aufbau der CO₂-Meßanlage und die Art der Datenaufzeichnung verbessert und ausgebaut (Abb.6).

1. CO₂-Messung (Abb.6)

Bei der modifizierten CO₂-Meßanlage wurde über eine Druckpumpe der Anlage im Überschuß CO₂/H₂O-freie Luft zugeführt. Der Überschuß diente dabei als Spülluft der Stigmenumgebung. Eine zweite Pumpe sog die Meß- und Referenzluft mit 500 ml/min durch das CO₂-Meßgerät. Wurde die Absaugrate von 500 auf 50 ml/min vermindert, änderte sich die Stigmenweite und die CO₂-Abgabe des Tieres nicht. Die zugunsten einer besseren Zeitauflösung verwendete hohe Absaugrate von 500 ml/min beeinflusste die Funktionsweise der Buchlungen also nicht. Zur Überprüfung des Durchflusses wurde statt der Ringdüse ein Rotameter vorgeschaltet, zum Einstellen des Nullpunktes entweder CO₂/H₂O-freie Luft angesaugt, oder die Ringdüse lediglich über eine kleine Platte gehalten (dabei wurde nur CO₂/H₂O-freie Spülluft angesaugt).

Zur Eichung des CO₂-Meßgerätes diente hier eine Infusionspumpe (Geschwindigkeit in 5 Stufen von 0,66 bis 6,66 ml/min einstellbar), deren Kolben mit einem Eichgas aus 2% CO₂ und 98% CO₂/H₂O-freier Luft gefüllt war. Je nach Förderleistung gab die Infusionspumpe mehr oder weniger CO₂ zur Eichung ins Meßsystem (13,3 bis 133 µlCO₂/min). Der gesamte Gasfluß im Meßsystem blieb dabei konstant, da er ausschließlich von der Leistung der Saugpumpe bestimmt wird. Die Förderleistung der Infusionspumpe wurde mit einer waagrecht gelagerten 5 ml-Pipette überprüft, durch die die Infusionspumpe eine Seifenschaumblase schob, deren Laufgeschwindigkeit gestoppt wurde. Dadurch entstand kein die Eichung verfälschender Gegendruck.

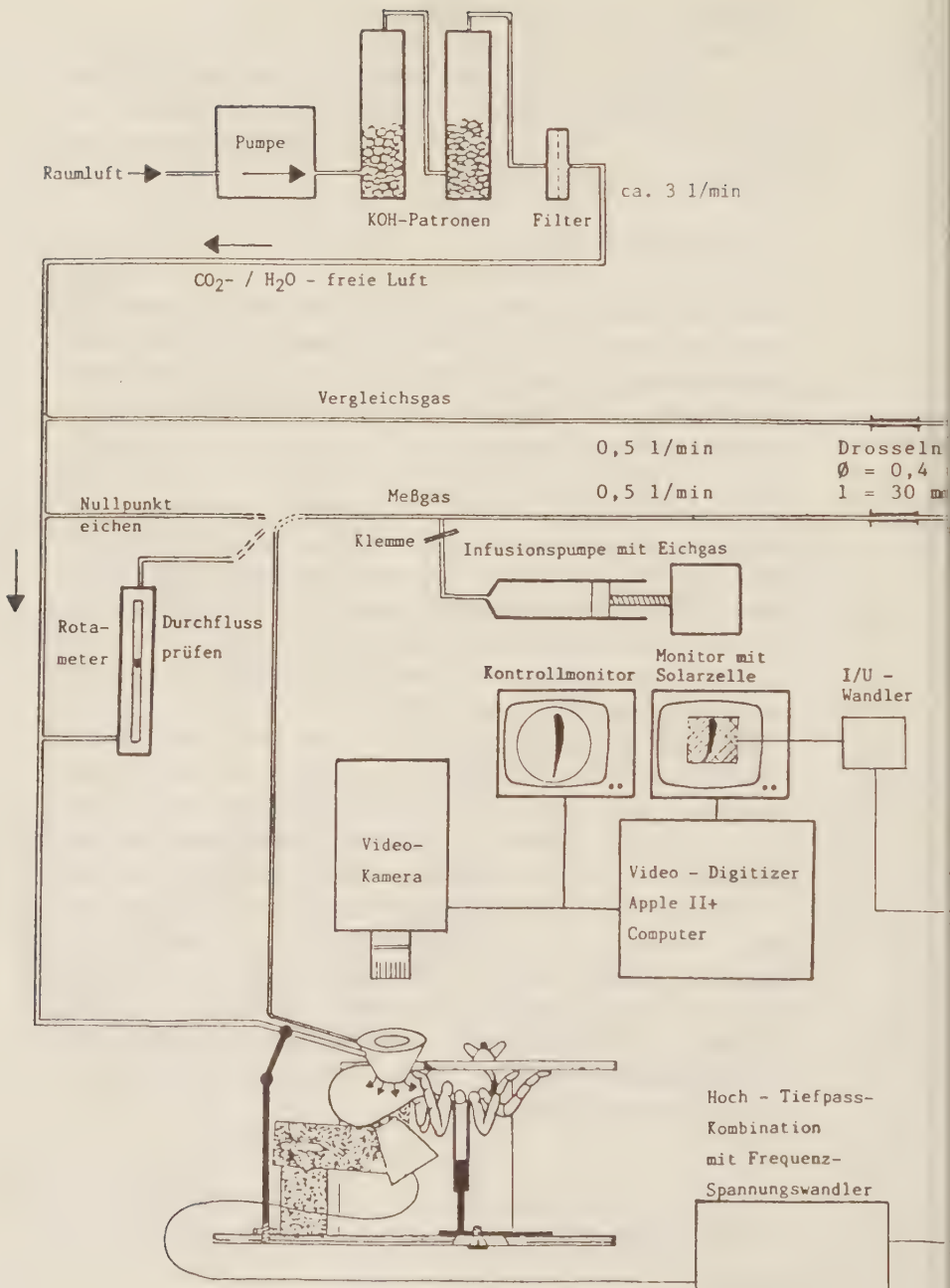
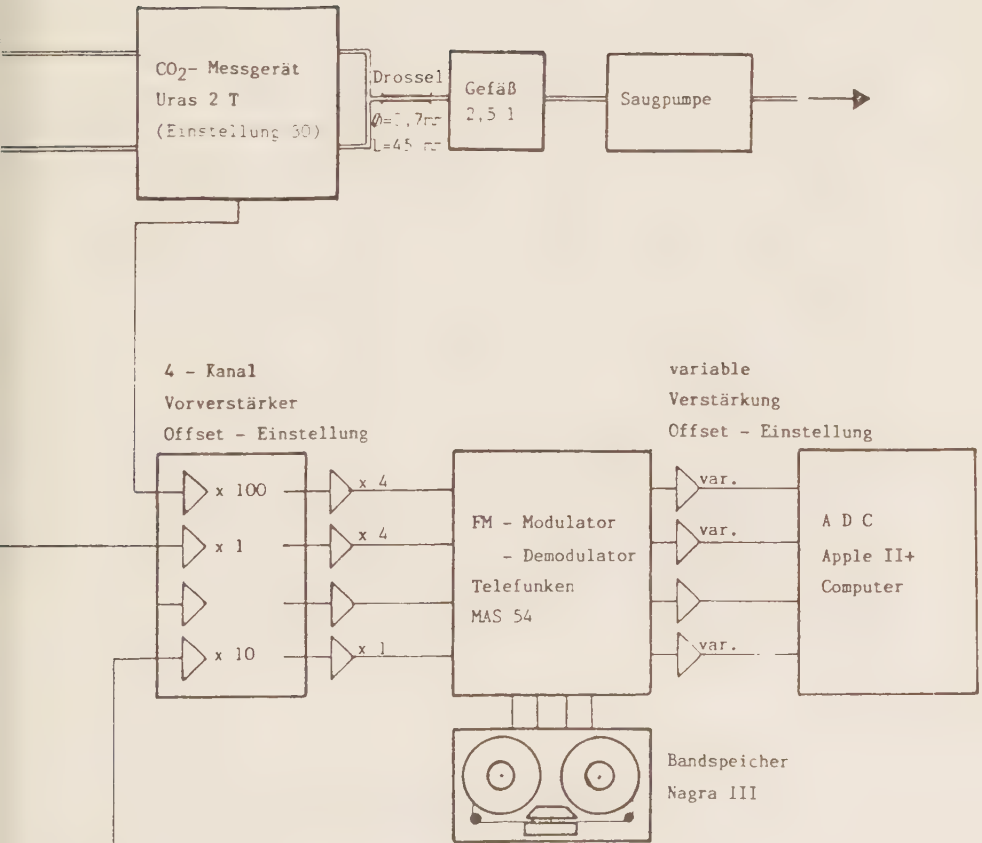


Abb.6

Aufbau zur gleichzeitigen Messung von
Stigmenweite, CO₂-Abgabe und Herzfrequenz
in Ruhe, Aktivität und Erholung



2. Stigmenweite (Abb.7)

Die Umgebung des zu messenden Stigmas wurde ausrasiert und ein Abschirmring aus Aluminiumfolie (h ca. 2 mm, $\varnothing$ = 7 mm) auf die Cuticula des Stigma umgebend mit Wachs gekittet. Über eine kegelförmige, von einem kleinen Stativ dicht über das so präparierte Stigma gehaltene Ringdüse strömte $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -freie Luft (ca. 3 l/min) über die Stigmenumgebung außerhalb des Abschirmrings. Innerhalb des Abschirmrings wurde die mit CO_2 angereicherte Atemluft über ein dünnes Rohr mit ca. 0,5 l/min abgesaugt und dem CO_2 -Meßgerät zugeführt. Der Abschirmring verhinderte ein direktes Einwirken der Spülluft auf das Stigma. Die vom Stigma abgeatmete Luft wurde daher quantitativ abgesaugt. Der kegelförmige Bau der Ringdüse mit dem auf der Oberseite eingelassenen Fenster ermöglichte eine Schrägbeleuchtung des Stigmas, dessen jeweils geöffneter Teil dabei dunkel (er wirkt als Lichtfalle) im Kontrast zur mit weißer Fettcreme gefärbten Umgebung erschien. Der bei einigen Tieren trotz teilweise verschlossenen Stigmas sichtbare mediale Teil der weißen Außenrückwand (siehe Ergebnisse) hebt sich optisch nicht von der Umgebung ab. Daher wird nur der Querschnitt des tatsächlich geöffneten Stigmenanteils - nur dieser kann als Lichtfalle wirken - vermessen. Dieser Querschnitt wird hier als "Stigmenweite" bezeichnet. Eine Videokamera mit Balgenauszug zur Nahaufnahme nahm dieses Bild durch das Fenster der Ringdüse auf und gab es an einen Videodigitizer zur Kontrastverschärfung weiter. Das nun zu weiß (Umgebung) und schwarz (geöffneter Teil des Stigmas) kontrastierte Bild wurde auf einem Computermonitor wiedergegeben, auf dessen Schirm über dem Bild des Stigmas eine Solarzelle (10 * 10 cm) mit Klebeband fixiert war. Der schwarze Bildanteil der Stigmenöffnung bestimmte nun den Grad der Gesamtbeleuchtung der Solarzelle und

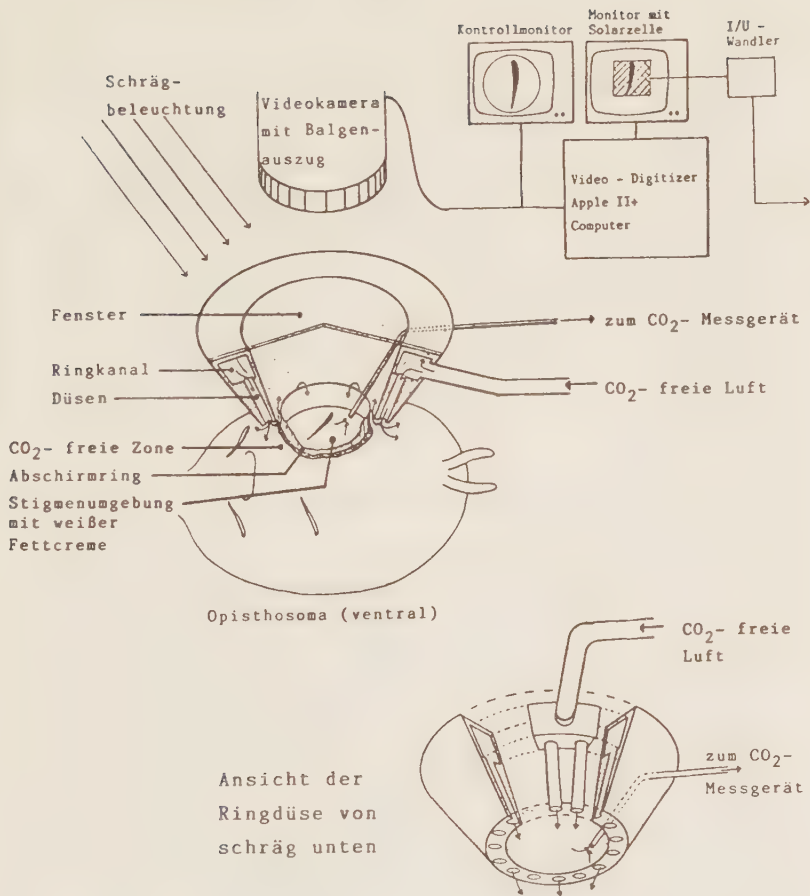


Abb.7

Bau und Funktion der Ringdüse zur Messung der Stigmenweite und CO₂- Abgabe

damit deren Strom. Der Strom diene - nach Umwandlung in eine Spannung - als Maß für die Stigmenweite.

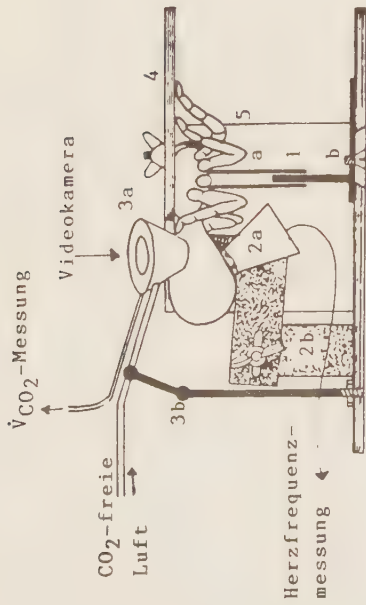
Zur Eichung wurde eine schlitzförmige Lochschablone mit verstellbarer Weite (Mikrometerschraube) anstelle des Stigmas in derselben Distanz zum Objektiv unter der Videokamera befestigt. Eine Verstellung der Schlitzbreite bewirkte eine lineare und driftfreie Änderung des Ausgangssignals mit geringster Ansprechzeit (< 1 sec)(Abb.11a).

Der eigentliche Präparationsaufwand am Tier selbst war gering. Die am Tier befestigten Teile (Abschirmring, Vierkantrohr bei Eurypelma) wurden nach dem Versuch nicht entfernt und bei der nächsten Häutung ohne Folgen abgeworfen. Die Tiere konnten daher ohne neue Präparation wiederholt zu Versuchen herangezogen werden. Das ermöglichte eine größere Anzahl von Messungen unter annähernd gleichen Versuchsbedingungen. Bei Pandinus waren der Messung alle vier Lungenpaare, bei Eurypelma nur das hintere Lungenpaar zugänglich.

3. Fixierung der Tiere und Herzfrequenzmessung (Abb.8)

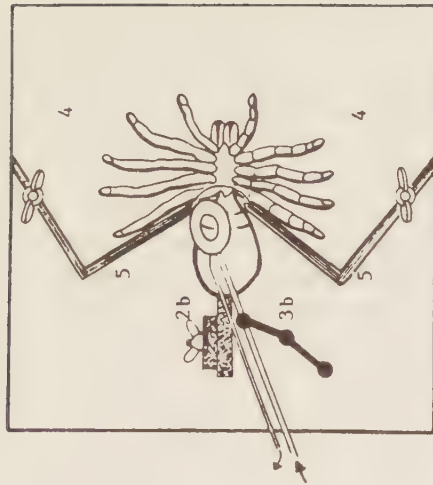
Eurypelma wurde in einer Apparatur zur Herzfrequenzmessung fixiert, die ähnlich der oben beschriebenen (Abb.4) gebaut war, jedoch keine Außenwände mehr besaß (das Tier hatte eine größere Bewegungsfreiheit). Die herzsynchrone Verformung der dorsalen Cuticula des Opisthosomas wurde hier mit einer Infrarot-Reflexlichtschranke abgetastet (dies war wesentlich leichter zu handhaben als die Druckdose). Die Weiterverarbeitung des Lichtschrankensignals erfolgte über eine verbesserte Hoch-Tiefpaßkombination (Schaltplan im Anhang).

Pandinus und Cupiennius wurden dorsal mit Klebeband so fixiert, daß die Beine zur Lokomotion frei beweglich blieben.



Seitenansicht

- 1 Fixierung des Tieres
 - a) Vierkantrohr, am Tier befestigt
 - b) verstellbare Halterung des Vierkantrohres
- 2 Abtastung der Herzfrequenz
 - a) Reflexlichtschranke
 - b) verstellbare Halterung von Lichtschranke und Opisthosoma
- 3 a) Ringdüse
 - b) verstellbares Stativ
- 4 abnehmbare Deckplatte (überdeckt nur das Prosoma)
- 5 Trennwand und Träger der Deckplatte



Ansicht von oben

Abb. 8

Fixierung des Tieres zur Messung von $\dot{V}CO_2$ und Stigmenweite mit einer Ringdüse sowie Herzfrequenzmessung mit einer Reflexlichtschranke

4. Datenverarbeitung (Abb.6)

Die drei Ausgangssignale wurde über einen 4-Kanal-Differenzvorverstärker (siehe Anhang) auf einen Bandspeicher aufgezeichnet und parallel dazu das Stigmen- und CO₂-Signal auf einem Zweikanalschreiber protokolliert (auf Abb.6 nicht eingezeichnet). Die Daten der 2 bzw. 3 Meßkanäle wurden später über einen ADC in einen Apple II+ Rechner (Erfassungsrate 8 sec) eingegeben. Ein besonderes Programm mittelte zur statistischen Auswertung einzelne Datensätze so oft, bis die Gesamtzahl der verbliebenen Meßpunkte unter der maximalen Speicherkapazität des Rechners von 600 Punkten lag (z.B. von 8 Datensätzen zu je 300 bis 600 Punkten wurden die ersten und letzten 4 zu jeweils 450 Punkten gemittelt, diese beiden dann noch einmal, sodaß noch 450 Punkte zur statistischen Auswertung blieben).

$\dot{V}O_2$, $\dot{V}CO_2$, RQ, $\dot{M}H_2O$ und Herzfrequenz

Der vorhandene Aufbau zur $\dot{V}CO_2$ -Messung wurde durch ein vorgeschaltetes O_2 -Meßgerät und eine Feuchtesonde ergänzt. Das O_2 -Meßgerät arbeitete zwar über einen weiten Bereich linear (Abb.10c), erwies sich aber als weit weniger empfindlich als vom Hersteller angegeben (max. 100 statt 10 ppm) und war damit rund 100 mal weniger empfindlich als das CO_2 -Meßgerät. Die häufig auftretende, wenn auch weitgehend lineare Nullpunktdrift wurde später bei der Datenauswertung korrigiert. Das Gerät war außerdem sehr empfindlich gegen Druckschwankungen der Meßluft. Die Strömung mußte daher sehr konstant gehalten werden.

1. Versuchsaufbau (Abb.9)

In den weniger empfindlichen O_2 - und H_2O -Meßgeräten sorgte ein möglichst gering gehaltener Luftstrom (20 ml/min) für ein erhöhtes Meßsignal. Da jedoch das Totvolumen des CO_2 -Meßgerätes mit 60 ml pro Kanal sehr viel größer war als die Totvolumina von O_2 -Meßgerät (5 ml) und Feuchtesonde (ca. 2 ml), mußte die Strömung im CO_2 -Meßgerät sehr viel höher sein, um bei allen drei Geräten eine ähnliche Zeitauflösung zu erreichen.

Dem gesamten Meßsystem wurde CO_2/H_2O -freie Luft mit ca. 3 l/min im Überschuß als Trägergas vorgelagert. Ein 100 l -Gefäß diente zur Dämpfung eventueller Schwankungen des O_2 -Gehaltes der Raumluft. Eine allen drei Meßgeräten nachgeschaltete Pumpe sog einen Luftstrom von 620 ml/min pro Kanal durch das CO_2 -Meßgerät. Eine Drossel und ein Windkessel stabilisierten den Luftstrom. Die 620 ml/min pro Kanal bestanden zu 600 ml/min aus Trägergas, kontrolliert über ein gemeinsames Rotameter mit Regelventil. Die Differenz von 20 ml/min strömte (über Drosseln stabilisiert) durch das O_2 -Meßgerät. Der Referenzkanal des O_2 -Meßgerätes wurde mit Trägergas versorgt, der Meßkanal über die (nicht differentiell arbeitende) Feuchtesonde und einen H_2O -Absorber (P_2O_5 -Patrone, das O_2 -Meßgerät ist querempfindlich auf H_2O , aber nicht für CO_2) mit der Atemluft des Versuchstieres oder Trägergas zur Nullpunkt - und Durchflußkontrolle. Die Verbindungsschläuche zwischen Versuchstier, Feuchtesonde und O_2 -Meßgerät waren zur Vermeidung unnötiger Totvolumina möglichst kurz und dünn ($\phi = 1,5$ mm).

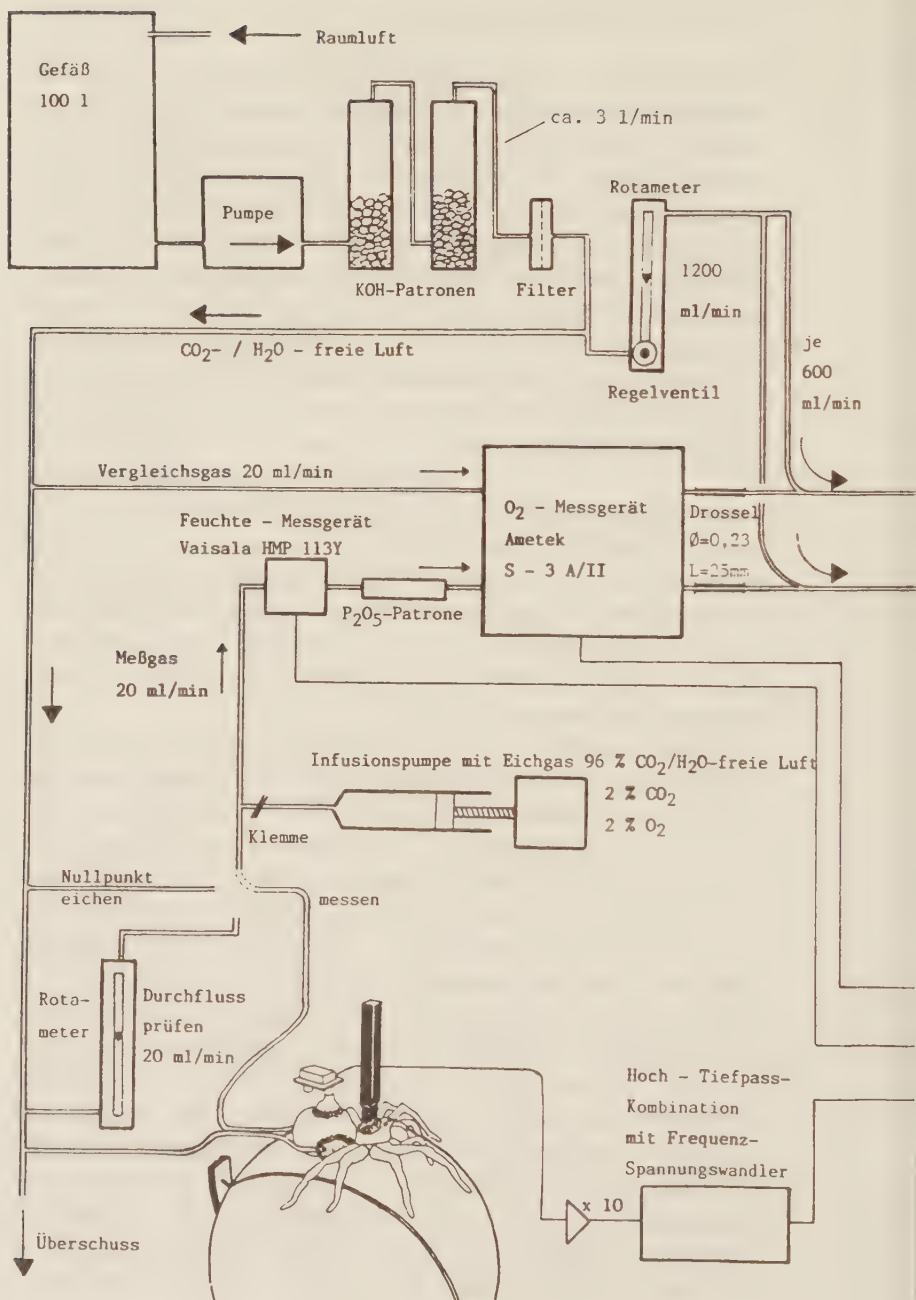
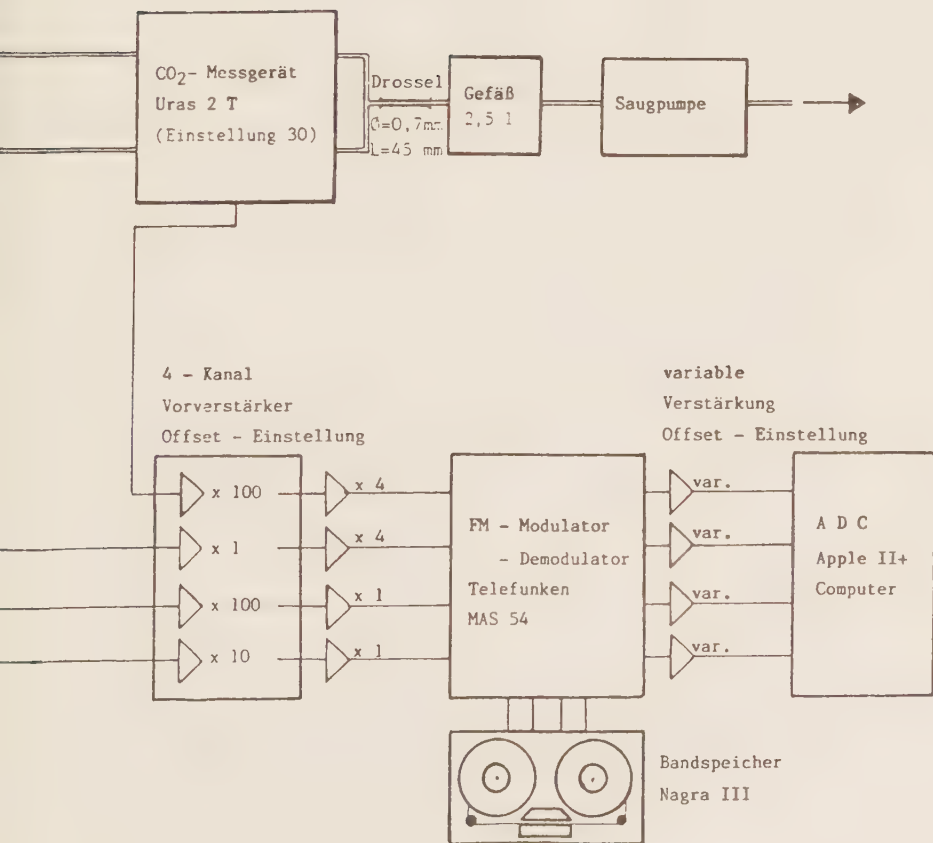


Abb.9

Aufbau zur gleichzeitigen Messung von
O₂-Verbrauch, CO₂-Abgabe, Wasserverlust
und Herzfrequenz in Ruhe, Aktivität und
Erholung



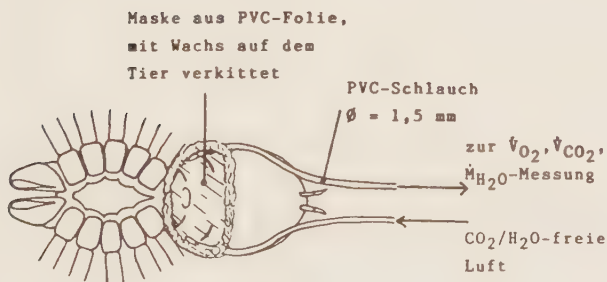
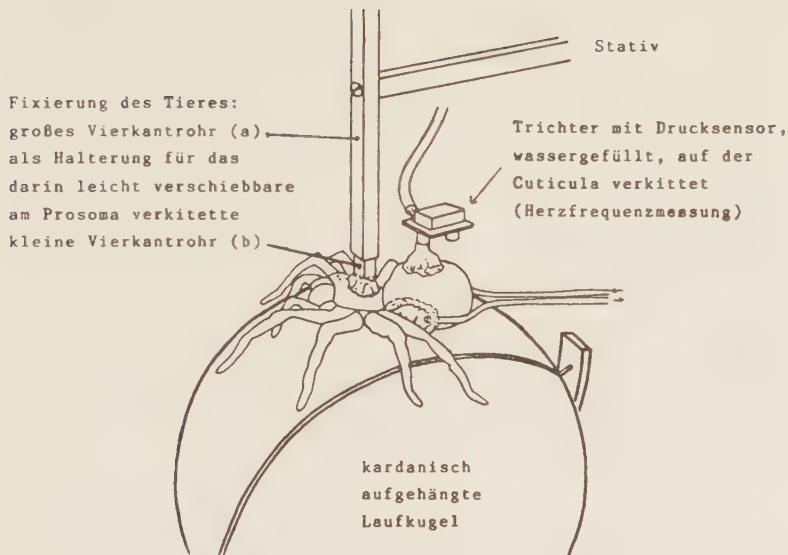
2. Präparation des Versuchstieres (Abb.10)

Bei dieser Versuchsreihe wurden die Spinnen unter anderem mit einer geschlossenen Atemmaske sowie einem Trichter mit Drucksensor zur Erfassung der Herzfrequenz versehen und über einer kardanisch aufgehängten Laufkugel (nach Angersbach 1978) fixiert. Das auf dem Prosoma der Tiere mit Wachs-Colophonium-Gemisch verkittete Vierkantrohr (Messing) war teleskopartig auf einem größeren, an einem Stativ über der Laufkugel befestigten Vierkantrohr verschiebbar, sodaß die Spinne trotz Fixierung auf der Laufkugel in alle Richtungen laufen konnte. Auf die dorsale Cuticula über dem Herz war ein wassergefüllter Plastiktrichter mit aufgestecktem Drucksensor gekittet. Die darin gemessenen Druckschwankungen - verursacht durch die herzsynchrone Verformung der Cuticula - dienten als Maß für die Herzfrequenz.

Über alle vier Buchlungen wurde eine Atemmaske gekittet und mit einem zu- und einem abführenden Schlauch versehen. Der Rand der Maske bestand aus einem Wall aus Wachs, die Abdeckung aus einem mit dem Rand verschmolzenen Stück PVC-Folie. Das Totvolumen war gering (< 1 ml). Die Dichtigkeit wurde mit Unterdruck geprüft, und nach jedem Versuch die Abdeckung der Atemmaske entfernt. Die Zeitauflösung des Systems betrug (jeweils $t_{90\%}$) 12 sec für VO_2 und 16 sec für VCO_2 .

3. Modifikationen des Versuchsaufbaus

1.) In Anlehnung an die Versuche von Anderson und Prestwich (1985) wurde statt der oben beschriebenen Atemmaske ein Kondom über das Opisthosoma gestülpt und zur Abdichtung mit einem Faden am Pedicellus locker zusammengezogen. Zur Abtastung der Herzfrequenz war eine flache Druckdose mit Verlängerungsschlauch zum Drucksensor auf dem Prosoma innerhalb des Kondoms fixiert. Das andere Ende des Kondoms wurde abgeschnitten, zwei Schläuche zur Zu- und Abführung der Atemluft in diese Atemmaske unter das Prosoma geschoben und das Ganze hinter dem Prosoma mit einem zweiten Faden zusammengezogen. Weil das Kondom nicht vollständig dicht verschließbar war, kam Umgebungsluft in die Atemmaske. Eine



Ansicht von unten

Abb.10

Fixierung von Eurypelma über einer Laufkugel, Befestigung eines Drucksensors zur Herzfrequenzmessung und einer Atemmaske zur Messung von $\dot{V}_{O_2}$, $\dot{V}_{CO_2}$ und $\dot{M}_{H_2O}$.

quantitative Messung wurde daher unmöglich. Dennoch gelangen einige qualitative Messungen von $\dot{V}O_2$ und $\dot{V}CO_2$ mit relativ hoher Auflösung des O_2 -Signals (das O_2 -Meßgerät war zu diesen Messungen noch fabrikneu).

2.) Um die Messungen mit den $\dot{V}CO_2$ /Herzfrequenzmessungen vergleichen zu können, wurde die Versuchskammer nach Abb.4 wiederverwendet. Wegen des großen Totvolumens war bei der hier notwendigen Durchflußrate von 20 ml/min die Zeitauflösung sehr gering ($t_{63\%} > 1$ min, $t_{90\%} > 10$ min). Die Messung war daher unter Umständen nicht quantitativ. Der RQ mußte jedoch stimmen, da der Meßfehler für $\dot{V}O_2$ und $\dot{V}CO_2$ gleich groß ist. Zu diesem Test wurde Eichgasgemisch mit einer Infusionspumpe (siehe weiter unten) in ca. 1 cm Entfernung vor den Absaugschläuchen (entspricht etwa der Position der Stigmen) in die Versuchskammer gepumpt.

3.) In Anlehnung an die erste Versuchsserie zur $\dot{V}CO_2$ -Messung wurde die dort verwendete Versuchskammer an die Meßanlage angeschlossen. Die Versuchstiere (Eurypelma und Pandinus) mußten nicht präpariert werden. Die Messung der Herzfrequenz war nicht möglich, der Meßfehler größer als unter 2.).

4. Eichung von O_2 - und CO_2 -Meßgerät

Beide Meßgeräte wurden stets gemeinsam vor jeder Messung über eine mit Eichgasgemisch gefüllte Infusionspumpe geeicht. Das Eichgasgemisch bestand zu 96 % aus CO_2/H_2O -freier Luft (Trärgas), 2 % O_2 und 2 % CO_2 , hergestellt mit zwei parallel geschalteten Gasmischpumpen. Der tatsächliche zusätzliche O_2 -Anteil ist mit 1,164 % geringer als 2 %, weil dieser zum O_2 -Anteil des Trärgases (20,9 % von 96 % Trärgasanteil = 20,064 %) addiert werden muß (= 22,064 %). Die 1,164 % ergeben sich aus der Differenz zum Referenzgasstrom (22,064 % - 20,9 %). Bei Fördermengen der Infusionspumpe von 0,67 bis 6,67 μ l Eichgasgemisch/min entspricht das 13,32 bis 133,2 μ l CO_2 /min und 7,75 bis 77,52 μ l O_2 /min. Der zusätzliche CO_2 -Anteil bleibt 2 %, weil er CO_2 -freiem Trärgas zugemischt wird.

Zur Eichung des O₂-Meßgerätes wurde O₂ zugeführt, weil nur ein Zumischen von O₂, nicht aber ein partielles Entfernen von O₂ möglich ist, wie es eigentlich der Atmung des Tieres entspräche. Da das O₂-Meßgerät bei linearer Kennlinie (Abb. 11c) differentiell mißt, gilt die Eichung auch für ein O₂-Defizit. Dies zeigt folgender Test: bei einem Trägergas aus 80 % N₂ und 20 % O₂ (Gasmischpumpe) wurden mit der Infusionspumpe drei verschiedene Eichgasgemische verwendet:

1. 80 % N₂ / 20 % O₂ (Nullwert)
2. 81 % N₂ / 19 % O₂ (O₂-Entnahme)
3. 79 % N₂ / 21 % O₂ (O₂-Zugabe)

Im ersten Fall änderte sich das Meßsignal nicht, im zweiten war die O₂-Anzeige negativ, im dritten bei gleichem Betrag positiv. Die Eichung des O₂-Defizits über O₂-Zugabe ist also zulässig.

5. Eichung der $\dot{M}H_2O$ -Messung

Die Feuchtesonde wurde entsprechend der Herstellerangabe mit Luft verschiedener relativer Feuchte, die sich über gesättigten Salzlösungen einstellt, geeicht. Die Eichluft wurde dabei mit 20 ml/min durch die Meßkammer mit der Feuchtesonde (Eigenbau, Totvolumen ca. 2 ml) gesaugt. Abb. 11b zeigt die lineare Kennlinie. Die Zeitkonstanten bei stufenförmigem Wechsel zwischen 0 % r.F. (P₂O₅) und 12 % r.F. (LiCl₂, alle Werte für 24°C) (bzw. 0 und 90 µg H₂O/min) waren:

Stufe von 0 auf 12 % r.F. $t_{63\%} = 15 \text{ sec}$ $t_{90\%} = 93 \text{ sec}$

Stufe von 12 auf 0 % r.F. $t_{63\%} = 75 \text{ sec}$ $t_{90\%} > 250 \text{ sec}$

Das Gerät zeigt unter diesen Betriebsbedingungen zum einen eine sehr lange Ansprechzeit ($t_{90\%}$ bis über 4 min) und zum anderen eine ausgeprägte Hysterese. Bei Stufen zwischen 0 und 33,4 % r.F. (MgCl₂) waren die Zeitkonstanten noch länger. Die Messung besaß keine ausreichende Genauigkeit mehr. Da das Gerät jedoch mit geringem Aufwand betrieben werden kann und die $\dot{V}O_2/\dot{V}CO_2$ -Messung nicht stört, wurde es zu Vergleichszwecken mit in die Meßkette integriert und dem O₂-Meßgerät vorgeschaltet.

6. Herzfrequenz

Das Signal des am Tier befestigten Drucksensors wurde wie oben beschrieben in eine herzfrequenz-abhängige Spannung umgesetzt.

7. Datenverarbeitung

Während der Messung wurden die Daten mit dem Bandspeicher aufgezeichnet (4,75 cm/sec) und später mit höherer Bandgeschwindigkeit über den ADC in den Rechner eingegeben (76 cm/sec). Ein besonderes Programm korrigierte bei jedem Datensatz die Nullpunktdrift des O_2 -Signals (die Nullpunkte vor und nach jeder Messung waren bekannt) und filterte alle Daten mit einem Tiefpass (nach Schwieger 1983: Butterworthfilter 0,01 Hz, -4 dB). Der Zeitversatz der $\dot{M}H_2O$ -, $\dot{V}O_2$ - und $\dot{V}CO_2$ - Messung von 3, 10 und 16 sec, bedingt durch die serielle Anordnung der Geräte, wurde kompensiert und bei allen Datensätzen der Nullwert sowie der Beginn der Stimulierung (ausschließlich 60 sec) auf gleiche Höhe gebracht. Die so normierten Datensätze wurden gemittelt und die Standardabweichung für jeden 50. Punkt (oder alle 3,25 min) berechnet.

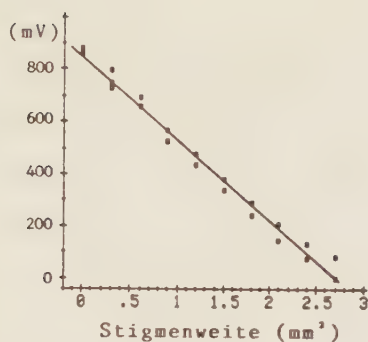


Abb. 11a

Kennlinie der Stigmenmessung

Korr.koeff. = 0,993

Stand.abw. = 33 mV

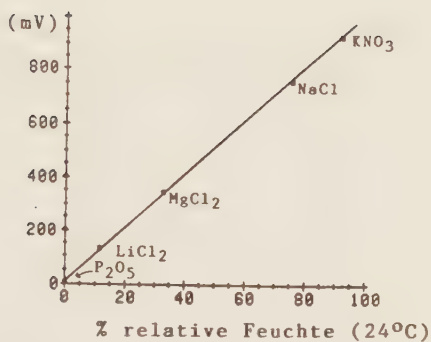


Abb. 11b

Kennlinie der Feuchtesonde

bei versch. gesättigten

Salzlösungen

Korr.koeff. = 0,999

Stand.abw. = 5,3 mV

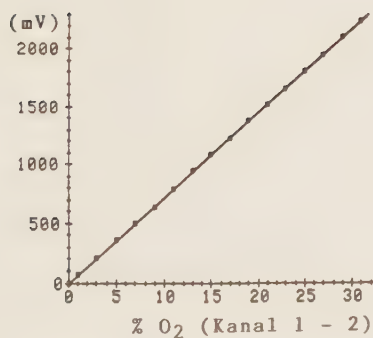


Abb. 11c

Kennlinie des O₂-Messgerätes

bei $\dot{V}_G = 20 \text{ ml/min}$

Modulation der Atemgaszusammensetzung

Die oben beschriebene Anlage zur Messung von Stigmenweite, VCO_2 und Herzfrequenz (Abb.6) wurde so modifiziert, daß die Ringdüse statt der $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ -freien Luft nun über 2 parallel geschaltete Gasmischpumpen verschiedene Gasgemische aus N_2 , O_2 und CO_2 als Atemluft abgab (Abb. 12). Der O_2 - und CO_2 -Gehalt ließ sich unabhängig voneinander in 0,5 % - Stufen modulieren. Bei Meßreihen mit dem CO_2 -Anteil 0 und veränderlichem O_2 -Anteil wurde mit dem CO_2 -Meßgerät das vom Tier abgegebene CO_2 , bei veränderlichem CO_2 -Anteil dieser zur Kontrolle (v.a. der Zeitkonstanten des Meßsystems) gemessen. Die Zeitverzögerung vom Umschalten der Gasmischpumpen bis zur Reaktion des CO_2 -Meßgerätes betrug ($t_{63\%}/t_{90\%}$) 35/48 sec und 11/19 sec für den Weg von der Ringdüse zum CO_2 -Meßgerät. Mit der daraus errechneten Zeitverzögerung von Gasmischpumpe zur Ringdüse von $t_{90\%} = 29$ sec wurden die Daten korrigiert, um die tatsächliche Reaktionsverzögerung des Tieres zu bestimmen.

In verschiedenen Versuchsreihen wurden CO_2 - und O_2 -Anteil der Atemluft sowohl stufenförmig (jede Stufe meist von 0 % CO_2 zu höherem CO_2 -Anteil bzw. 21 % O_2 zu niedrigerem O_2 -Anteil in Perioden von 5 min) als auch sinusförmig moduliert. Das Schalten der Gasmischpumpen erfolgte von Hand nach vom Computer erstellten Arbeitsplänen (8 Einzelstufen pro Periode, Amplitude und Frequenz veränderlich). Die Amplituden der sich ändernden Stigmenweite wurden bei Stufenreizen am Schreiberpapier abgelesen und per Augenmaß gemittelt. Nicht eindeutig bestimmbare stufenförmige Reaktionen der Stigmenweite waren selten und wurden nicht ausgewertet. Die in jeweils 5 bis 10 Perioden sinusförmig modulierten Atemgasgemischungen hatten eine Periodenlänge von 1,75 bis 10 min. Bei den sinusförmigen Reaktionen der Stigmenweite wurden Amplitude und Zeitverzögerung am Schreiberpapier abgelesen und pro Versuchszyklus zu einem Wertepaar gemittelt.

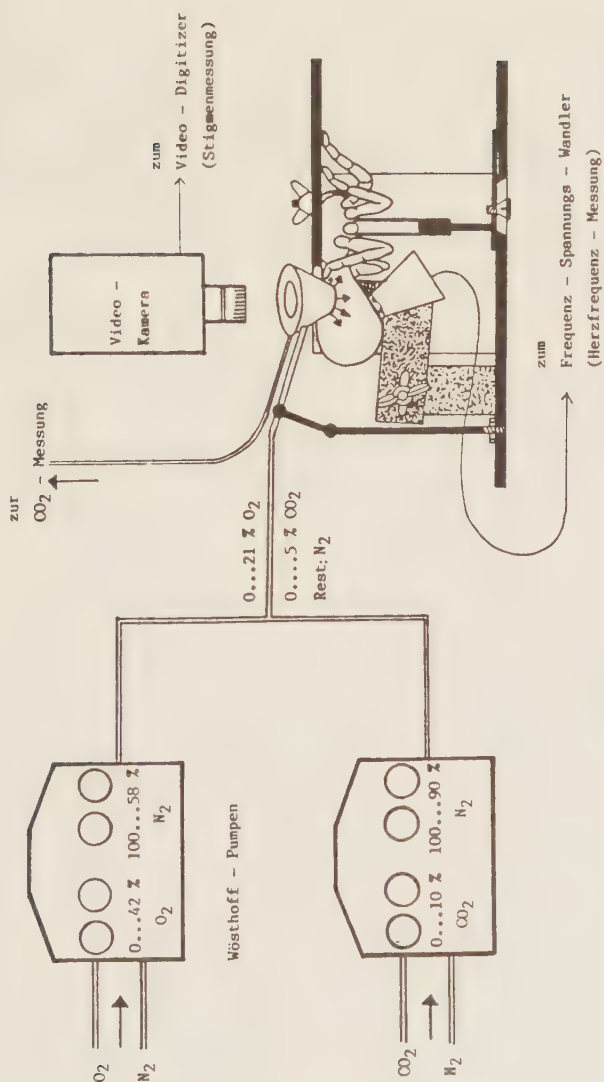


Abb. 12

Aufbau zur Messung der Stigmenweite und Herzfrequenz
unter moduliertem O₂- und/oder CO₂- Gehalt der Atemluft

Resultate

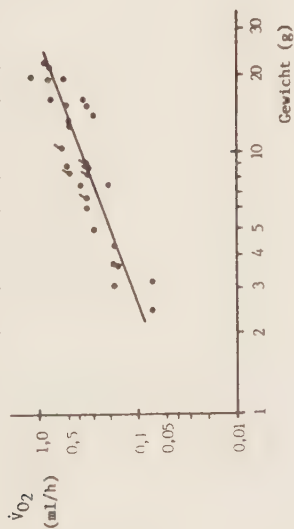
1. O₂-Verbrauch in Ruhe, RQ und Q₁₀

An Eurypelma und Pandinus wurde der O₂-Verbrauch unter Ruhebedingungen als Maß für die Ruhestoffwechselrate mit Respirometern in Langzeitversuchen von 24 bis 52 h Dauer gemessen. Er stellte sich sowohl bei Eurypelma als auch bei Pandinus über viele Stunden hinweg auf ein konstant niedriges Niveau ein. Phasen einer konstanten minimalen Druckabnahme, die mindestens 5 h dauerten, wurden als Ruhewert betrachtet.

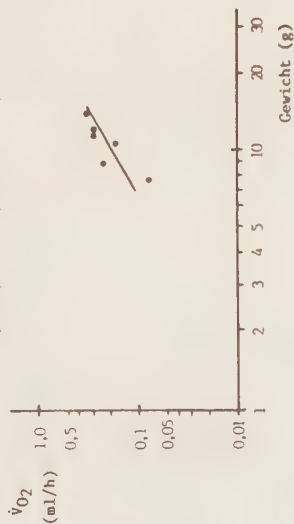
Bei zahlreichen Messungen kamen 1 bis 3 Stunden dauernde Druckanstiegsphasen (entsprechend maximal 6 ml) vor. Es wurde mehrfach beobachtet, daß diese Druckanstiege mit einer mehr oder weniger starken lokomotorischen Aktivität der Versuchstiere verbunden waren. Während zweier Häutungen von Eurypelma stieg der Druck in ähnlicher Weise an. Da jede Aktivität mit Wärmeproduktion verbunden sein muß, kann der Druckanstieg durch Erwärmung entstanden sein. Bei dem Respirometervolumen von 500 ml genügt eine Temperaturerhöhung von 3,6°C, um einen Druckanstieg entsprechend einer Volumenzunahme von 6 ml zu erzeugen. Nach einer solchen Druckanstiegs- (Aktivitäts-)Phase fiel der Druck wieder auf das Ausgangsniveau zurück.

Abb.13 und Tab.1 zeigen die Einzelwerte der Versuchsreihen mit Eurypelma (Körpergewicht 2,5 bis 23,3 g). Die meisten Versuche wurden bei 20 bzw. 30°C, 0% r.F., sowie bei 30°C und erhöhter Luftfeuchte (durchnäßter Fließpapierballen im Respirometer, vgl. "Material und Methoden") durchgeführt, einige zur Kontrolle bei 24°C, 0% r.F. (Raumtemperatur). Abb.14 und Tab.2 zeigen die Einzelwerte von Pandinus (Körpergewicht 6,9 bis 20,1 g) bei 20 bzw. 30°C, 0% r.F., sowie bei 30°C und erhöhter Luftfeuchte. Die Regressionsgerade des Vergleichs von Körpergewicht und O₂-Verbrauch hat bei Eurypelma (30°C, 0% r.F.) die hochsignifikante Korrelation von $r = 0,88$ (bester Wert der Versuchsreihe, Abb.13 links oben). Vergleicht man das Körpergewicht mit dem gewichtsspezifischen O₂-Verbrauch derselben Messung (Abb.16), ergibt sich eine nicht signifikante Korrelation von $r = 0,2$. Möglicherweise gibt es bei Eurypelma keine so strenge Korrelation

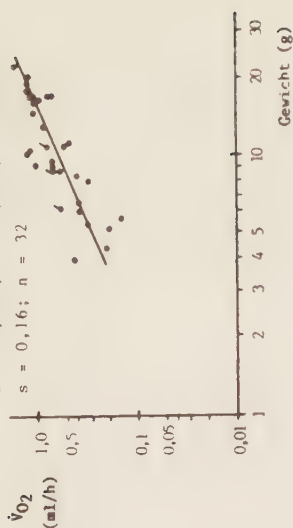
Eurypelma 30°C; 0 % r.F. $a = -1,342$
 $b = 0,907$; $r = 0,88$; $s = 0,14$; $n = 29$



Eurypelma 24°C; 0 % r.F. $a = -2,881$
 $b = 2,142$; $r = 0,86$; $s = 0,13$; $n = 6$



Eurypelma 30 °C, hohe rel. Feuchte
 $a = -1,262$; $b = 1,077$; $r = 0,83$
 $s = 0,16$; $n = 32$



Eurypelma 20°C; 0 % r.F. $a = -1,663$;
 $b = 0,791$; $r = 0,74$; $s = 0,2$; $n = 18$

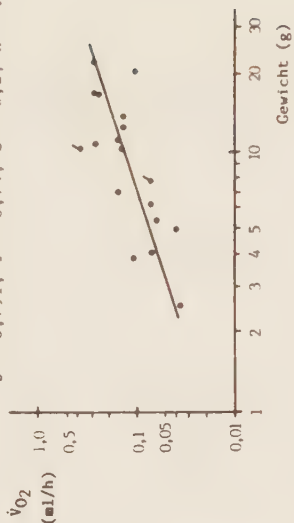


Abb. 13

O₂- Verbrauch von Eurypelma unter Ruhebedingungen bei verschiedenen Temperaturen und 0 % rel. Feuchte, sowie 30 °C und hoher rel. Feuchte (STPD). Regressionsgeraden nach $\dot{V}O_2 = 10^3 \cdot$ Körpergewicht^b; r = Korrelationskoeffizient; s = Standardabweichung; n = Zahl d. Versuche Männchen sind mit einem Schrägstrich gekennzeichnet.

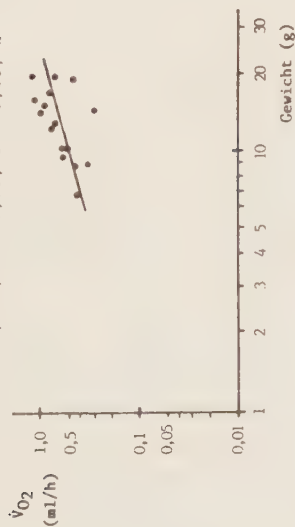
Tabelle 1

Gewicht, $\dot{V}O_2$ und RQ von Eurypelma (Einzelwerte)
 minimaler O_2 -Verbrauch unter Ruhebedingungen über mindestens 5 h
 Meßdauer bei verschiedener Temperatur und Luftfeuchte

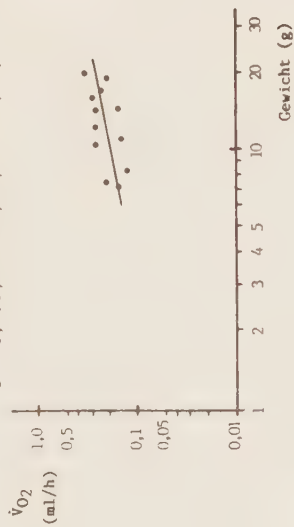
Tier Nr.*	Gewicht (g)	$\dot{V}O_2$ (0% r.F.) (ml/h; STPD)			$\dot{V}O_2$ (hohe r.F.) (ml/h; STPD)	$\dot{V}O_2$ (0% r.F.) (ml/g*h; STPD)	RQ
		20°C	24°C	30°C	30°C	30°C	
238	2,5	0,04		0,07		0,028	
206	3,1			0,17	0,44	0,055	
236	3,2			0,07		0,022	
184	3,7			0,16	0,2	0,043	
208	3,8	0,11		0,17		0,045	
199	4,4	0,07		0,17	0,21	0,039	
240	5,1	0,04		0,27	0,15	0,053	0,66
353	6,2	0,06		0,33	0,33	0,053	0,77
74	6,8	0,07		0,32	0,62	0,047	
6 m	7,6	0,07	0,08	0,37	0,4	0,049	0,61
266	7,7	0,15		0,19	0,4	0,025	0,56
92 m	8,5			0,31	0,32	0,036	
174 m	8,6			0,47	0,42	0,055	0,78
186 m	9,0		0,23	0,31	0,61	0,034	
52	9,2			0,51	0,72	0,055	0,78
231	9,3				1,08		
67	9,3			0,33	0,74	0,035	0,74
310	9,5				0,73		
231	10,3	0,14			1,33		
185	10,6	0,16	0,28		1,23		
80 m	10,8	0,37		0,57	0,57	0,053	0,78
228	11,0	0,27	0,17		0,85		
64	12,0		0,28		0,73		
212	13,3	0,14	0,34	0,47	0,91	0,035	
271	13,4			0,48	0,49	0,036	0,84
185	14,3	0,14		0,27	1,17	0,019	0,71
301	15,5			0,31	1,01	0,02	0,74
268	15,7			0,52	1,22	0,033	0,6
352	16,4				1,13		
79	16,6			0,35	0,79	0,021	0,67
158	16,7	0,27		0,72	1,17	0,43	0,78
327	17,1	0,24					
366	19,8			0,79	1,33	0,04	
33	20,1			0,54		0,027	0,7
326	20,3			1,16	1,29	0,057	0,77
365	22,0	0,11		0,75	1,75	0,034	0,6
369	23,3	0,27		0,84	1,31	0,036	0,73

* m = Männchen, sonst Weibchen

Pandinus 30°C; 0 % r.F. $a = -0,961$
 $b = 0,678$; $r = 0,53$; $s = 0,16$; $n = 16$



Pandinus 20°C; 0 % r.F. $a = -1,241$
 $b = 0,493$; $r = 0,56$; $s = 0,11$; $n = 12$



Pandinus 30 °C, hohe rel. Feuchte
 $a = -0,512$; $b = 0,324$; $r = 0,33$
 $s = 0,14$; $n = 12$

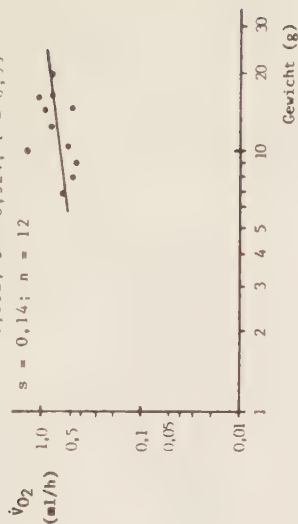


Abb.14 O_2 - Verbrauch von Pandinus unter Ruhebedingungen bei 20 und 30 °C und 0 % rel. Feuchte sowie 30 °C und hoher rel. Feuchte. Abkürzungen wie Abb.13 .

Tabelle 2

Gewicht und $\dot{V}O_2$ von Pandinus (Einzelwerte)

minimaler O_2 -Verbrauch unter Ruhebedingungen über mindestens 5 h
Meßdauer bei verschiedener Temperatur und Luftfeuchte

Tier Nr.	Gewicht (g)	$\dot{V}O_2$ (0% r.F.) (ml/h; STPD)		$\dot{V}O_2$ (hohe r.F.) (ml/h; STPD)	$\dot{V}O_2$ (0% r.F.) (ml/g*h; STPD)
		20°C	30°C	30°C	30°C
17	6,9	0,15	0,43	0,61	0,062
222	9,0	0,2	0,44	0,48	0,049
56	9,2	0,12	0,33	0,45	0,036
4	9,8	0,25	0,59	1,36	0,06
196	10,5		0,59		0,056
302	10,6	0,14	0,54	0,53	0,051
Olaf	12,7	0,25	0,75	0,79	0,059
305	13,3		0,72		0,054
83	14,5		0,96		0,066
221	14,5	0,25		0,9	
118	14,7	0,15	0,29	0,47	0,02
119	15,5		0,91		0,059
97	16,2	0,27	1,11	1,05	0,068
318	17,5	0,22	0,8	0,76	0,046
Egon	19,5	0,19	0,46	0,74	0,024
176	20,0		1,2		0,06
158	20,1	0,33	0,7	0,73	0,035

beider Größen wie bei Säugern (vgl. Schmidt-Nielsen 1979, Fig. 6.10). Daher wurde bei allen Versuchen auf eine Auswertung nach gewichtsspezifischem O_2 -Verbrauch verzichtet.

Die Signifikanz der Unterschiede zwischen den einzelnen Meßreihen wurde an demjenigen O_2 -Verbrauch ermittelt, den ein 12,5 g schweres Tier (Gewichtsmittel aller gemessenen Tiere) entsprechend den Regressionsgeraden hat. Diese mittleren O_2 -Verbrauchswerte der verschiedenen Meßreihen wurden miteinander verglichen (Vergleich zweier Mittelwerte, t-Test). Bei diesem Vergleich wurden die Varianzen der Regressionsgeraden mit einbezogen. Die einzelnen Vergleiche zeigt Tabelle 3. Der O_2 -Verbrauch von Eurypelma und Pandinus ist bei 30°C, 0% r.F. mit einem Q_{10} von ca. 3 höher als bei 20°C, 0% r.F. (Vergleiche 2 und 4). Bei Eurypelma steigt der O_2 -Verbrauch bei 30°C und erhöhter Luftfeuchte gegenüber 30°C, 0% r.F. auf etwa das Doppelte (Vergleich 1), bei Pandinus läßt sich beim entsprechenden Vergleich kein Unterschied feststellen

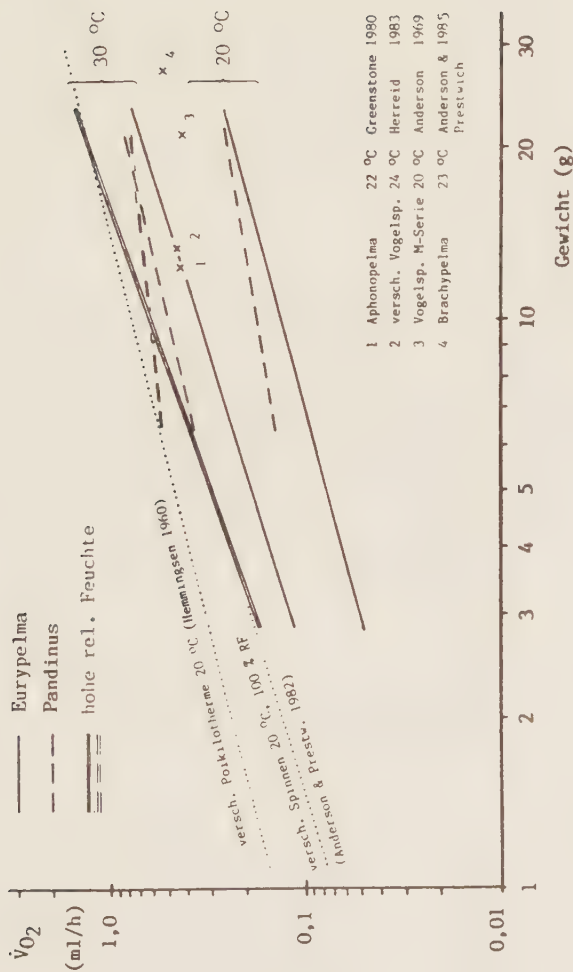


Abb.15 O_2 - Verbrauch von Eurypelma und Pandinus unter Ruhebedingungen bei 20 und 30 °C (STPD) im Vergleich zu den Mittelwerten der Daten anderer Autoren (Kreuze).

(Vergleich 3). Bei 30°C, 0% r.F. verbraucht Pandinus 1,35 mal mehr O₂ als Eurypelma (Vergleich 5). Der Unterschied ist gering und nur mäßig gesichert ($p < 0,01$). Bei erhöhter Luftfeuchte scheint Eurypelma etwas mehr O₂ zu verbrauchen als Pandinus. Der (geringe) Unterschied ist jedoch nicht signifikant, weil die Regressionsgerade bei Pandinus ($r = 0,33$) nicht signifikant ist (Vergleich 6). Bei 20°C, 0% r.F. ist der Unterschied des O₂-Verbrauchs beider Tiere nicht signifikant (Vergleich 7), liegt aber weit unter dem anderer Poikilothermer bei 20°C (Hemmingsen 1960). So liegt der O₂-Verbrauch einer 12,5 g schweren Eurypelma bei 20°C nur bei ca. 1/6, bei Pandinus nur bei ca. 1/5 des O₂-Verbrauchs eines gleich schweren anderen Poikilothermen, oder bei ca. 1/156 (Eurypelma) bzw. ca. 1/125 (Pandinus) eines gleich schweren Homiothermen.

Abb.15 zeigt die einzelnen Regressionsgeraden im Vergleich zu den Daten anderer Autoren. Deutlich ist der insgesamt niedrigere O₂-Verbrauch gegenüber dem Mittelwert aller Poikilothermer bei 20°C nach Hemmingsen (1960). Die 30°C-Werte liegen etwa in der Verlängerung der Geraden der 20°C-Werte nach Anderson und Prestwich (1982), deren Einzeldaten jedoch eine erhebliche Varianz aufweisen. Außerdem waren die Versuchstiere dieser Autoren mit 0,02 bis 3,1 g bedeutend kleiner als die hier untersuchten Spinnen, so daß die Daten nicht direkt miteinander verglichen werden können. Die Werte anderer Autoren für den O₂-Verbrauch verschiedener Vogelspinnen (Anderson 1969, Greenstone 1980, Herreid 1983, Anderson und Prestwich 1984; eingezeichnet ist der Mittelwert der jeweils angegebenen Einzelmessungen an je 2 bis 7 Individuen) stimmen im wesentlichen mit den hier gefundenen Ergebnissen überein.

Zur RQ-Bestimmung bei Eurypelma (30°C, 0% r.F.) wurde $\dot{V}O_2$ in einem der beiden Respirometer, ($\dot{V}O_2$ - $\dot{V}CO_2$) im anderen Respirometer ermittelt. So konnten an jedem Individuum beide Größen nacheinander und damit bei ähnlichem Ernährungszustand gemessen werden. Die Einzelwerte zeigt Tabelle 1. Der Mittelwert der an 19 Tieren durchgeführten RQ-Bestimmungen beträgt 0,712 ($s = 0,079$). Das entspricht einer reinen Verbrennung von Fett (RQ = 0,71).

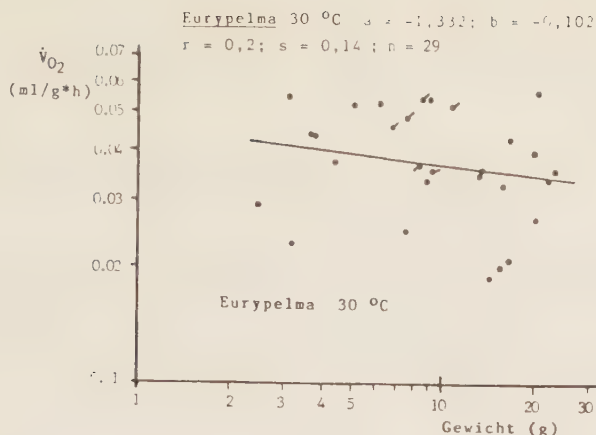


Abb.16 O_2 -Verbrauch pro Körpergewicht bei Eurypelma bei 30°C und 0 % r.F.; dieselben Werte wie in Abb.13 links oben; Abkürzungen wie dort

Tabelle 3

Signifikanzen der Unterschiede zwischen den einzelnen Meßreihen des O_2 -Verbrauchs unter Ruhebedingungen bei verschiedener Temperatur und Luftfeuchte (näheres siehe Text)

Spalte A: $\dot{V}O_2$ eines 12,5 g schweren Tieres; Spalte B: t-Werte und Signifikanzen der Vergleiche (p = Zufallshöchstwert)

*** = hoch signifikant, $p < 0,001$
 ** = signifikant, $p < 0,01$
 * = schwach signifikant, $p < 0,05$
 - = nicht signifikant, $p > 0,05$

Vergleich (Nr.)	Meßreihe			A $\dot{V}O_2$ (12,5g-Tier) (ml/h)	B t-Wert
1	Eurypelma 30°C 0% r.F.			0,45	
	" " hohe "			0,83	9,89***
2	Eurypelma 30°C 0% r.F.			0,45	
	" 20 " "			0,16	5,39***
3	Pandinus 30°C 0% r.F.			0,61	
	" " hohe "			0,70	1,58 -
4	Pandinus 30°C 0% r.F.			0,61	
	" 20°C " "			0,20	8,03***
5	Eurypelma 30°C 0% r.F.			0,45	
	Pandinus " " "			0,61	3,35**
6	Eurypelma 30°C hohe r.F.			0,83	
	Pandinus " " "			0,70	2,63 -
7	Eurypelma 20°C 0% r.F.			0,16	
	Pandinus " " "			0,20	0,70 -

2. Die respiratorischen Oberflächen von Eurypelma, Pandinus und Cupiennius

Eine der wichtigsten Größen von Atemorganen ist die respiratorische Oberfläche. Sie wurde vergleichend an Eurypelma, Pandinus und Cupiennius vermessen.

Die mittlere Zahl der Sacculi pro Lunge liegt bei Eurypelma (mittleres Gewicht $12,0 \pm 0,93$ g, $n = 4$) mit 153 bis 170 unter der von Focke (1981) festgestellten Zahl von ca. 230, bei Pandinus (mittleres Gewicht $13,3 \pm 4,04$ g, $n = 13$) mit 120 bis 160 Sacculi etwa genauso hoch wie bei Heterometrus fulvipes mit 140 bis 150 (Vyas & Laliwala 1979). Die Einzelwerte der Messungen sind in Tabelle 4 dargestellt. Die Flächen der einzelnen Sacculistapel – sie bestanden jeweils aus ca. 10 bis 50 Sacculi – unterscheiden

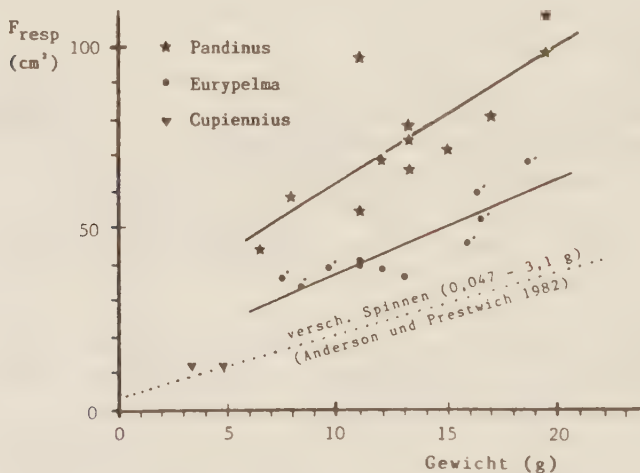


Abb.17 respiratorische Oberflächen von Eurypelma, Pandinus und Cupiennius. Regressionsgeraden nach $F_{\text{resp}} = a + \text{Körpergewicht} * b$; Abkürzungen wie Abb. 14

Eurypelma (incl. Daten nach Focke 1981, mit Punkt gekennzeichnet): $a = 10,22$; $b = 2,648$; $r = 0,87$; $s = 5,8$; $n = 11$ und Pandinus: $a = 19,9$; $b = 3,86$ $r = 0,74$; $s = 15,2$; $n = 12$

Tabelle 4

Einzelwerte der respiratorischen Oberflächen von Eurypelma,
Pandinus und Cupiennius

n_s = Sacculi pro Buchlung
 F_s = Fläche einer Sacculusseite bei einer Buchlung,
 je nach Präparation von einem oder mehreren Sacculi
 L = Lage der Buchlung (1., 2., 3., 4. Buchlungenpaar)
 $F_{s(M)}$ = mittlere Fläche einer Sacculusseite (mm^2)
 F_{resp} = gesamte respiratorische Oberfläche (cm^2)
 nach $(n_s * 2 * F_{s(M)} * \text{Zahl der Buchlungen})$
 $F_{resp/g}$ = gesamte respiratorische Oberfläche pro Körpergewicht
 (cm^2/g)

Eurypelma

Gewicht (g)	n_s	F_s	L	$F_{s(M)}$	F_{resp}	$F_{resp/g}$
11,2	230*	1,8	1			
	230*	2,23/2,44	2	2,16	39,7	3,54
11,5	160***	3,1	1			
	160	2,9/2,87/3,1	2	3,1	39,3	3,42
12,1	162	3,1	1			
	160	2,8	2	2,95	38,0	3,14
13,3	153	2,4/2,7	1			
	170	2,8/3,1	2	2,75	35,5	2,67
7,5 *					36	4,8
8,4 *					33	3,93
9,6 *					39	4,06
15,9 *					45	2,83
16,3 *					59	3,62
16,5 *					52	3,15
18,6 *					68	3,66

Cupiennius

Gewicht (g)	n_s	F_s	$F_{s(M)}$	F_{resp}	$F_{resp/g}$
3,3	154	2,71/1,23	1,97	12,1	3,67
4,8	151	2,18/1,57	1,87	11,3	2,35

* Mittelwert nach Focke (1981)

*** von einer anderen Buchlung desselben Tieres übernommener Wert

Fortsetzung Tabelle 4

Pandinus

Gewicht (g)	ns	Fs	L	Fs (M)	Fresp	Fresp/g
6,5	150	3,2/1,44	1			
	150***	1,84/1,82	2			
	150***	2,24/1,33	3			
	150***	1,33/1,40	4	1,83	43,8	6,74
8,1	145**	2,5	1			
	145**	2,1/2,9	2	2,5	58,0	7,16
10,8	145**	4,08	1			
	145**	4,01	2			
	145**	4,66	3			
	145**	3,68	4	4,11	95,3	8,82
11,2	157	2,6/2,2/1,4/2,8	1			
	154	2,3/3,0/2,1	2			
	120	2,1	3			
	137	3,0/2,2/2,6	4	2,38	54,0	4,82
12,1	150	2,8/2,7/2,3	1			
	160	3,1	3	2,72	67,6	5,59
13,2	145**	2,5/3,1	4	2,8	65,0	4,92
13,2	150	3,9/4,1/3,4	3			
		4,5/3,1/1,4				
	140	4,0/3,0/1,4	4			
		3,1/3,1		3,15	73,2	5,55
13,2	148	3,9/3,0/4,9/3,3	3			
		4,2/2,5/4,75				
	144	4,0/2,6/3,4/1,9	4			
		3,6/4,1/1,7/2,2		3,29	76,8	5,82
14,9	160	3,3	1			
	160***	2,1/2,9	2	2,77	70,8	4,75
17,1	145**	2,7/4,0/3,55	3	3,43	79,6	4,65
19,5	145**	2,74/4,7	2			
	145**	5,71/5,71	3	4,63	107,5	5,51
19,5	145**	4,8/4,1/3,7	3	4,2	97,4	4,99

** nach Vyas und Laliwala (1972, Heterometrus)

*** von einer anderen Buchlung desselben Tieres übernommener Wert

sich innerhalb einer Lunge meist nur wenig (z.B. Eurypelma Nr.2, oder Pandinus Nr.2 bis Nr.12, Tab.4). Der Größenunterschied zwischen den einzelnen Lungen eines Tieres ist ebenfalls gering (z.B. Eurypelma Nr.3, Pandinus Nr.1, Tab.4). Die eigenen Meßwerte für Eurypelma sind gut vergleichbar mit denen von Focke (1981) und ergänzen diese im mittleren Gewichtsbereich von 11 bis 13 g (Tab.4).

Die respiratorischen Gesamtflächen korrelieren innerhalb jeder Art signifikant mit dem Körpergewicht (Abb.17). Die respiratorischen Flächen von Pandinus (Steigung der Regressionsgrade 3,86) liegen weit über denen von Eurypelma (Steigung 2,65), und diese wiederum deutlich über denen verschiedener kleinerer Spinnen mit 2 Buchlungen (Anderson & Prestwich 1982). Auf dieser Geraden liegt auch Cupiennius. Die respiratorische Oberfläche einer 15 g schweren Eurypelma ist im Durchschnitt 50 cm², die eines gleich schweren Pandinus 77,8 cm² groß. Das entspricht einem Verhältnis von 0,65.

3. CO₂-Abgabe in Ruhe, während und nach Aktivität

Die Muster der CO₂-Abgabe während und nach maximaler lokomotorischer Aktivität und deren Maxima geben Maße für das bei Spinnen und Skorpionen unterschiedliche Atmungsverhalten und für die respiratorische Leistungsfähigkeit.

In dieser Versuchsreihe (Versuchsaufbau Abb.2) wurde die CO₂-Abgabe an Eurypelma, Pandinus, Cupiennius und Leiurus im Ruhezustand, während 30, 60, 120, 240 oder 300 sec maximaler Aktivität und der anschließenden Erholungsphase gemessen. Sie verlief bei Spinnen und Skorpionen in jeweils charakteristischer Weise. Abb.18 zeigt zwei typische Einzelmessungen an Eurypelma und Pandinus bei einer Stimulationsdauer von 60 sec: der Ruhewert ist bei beiden Tieren mit etwa 10 µl/min etwa gleich, während der Aktivität sinkt bei Eurypelma die CO₂-Abgabe auf null, bei Pandinus bleibt sie konstant. Das anschließende Maximum - es wird von Eurypelma erst etwas später erreicht - ist bei Pandinus deutlich höher. In der folgenden Erholungsphase, aber nicht während der maximalen CO₂-Abgabe, traten vor allem bei Eurypelma eigentümliche Schwankungen der CO₂-Abgabe mit einer Frequenz von ca. 1 bis 3 min⁻¹ auf. Manche Tiere zeigten aber auch einen weitgehend glatten Verlauf. Pandinus erholt sich sehr viel schneller als Eurypelma. An Eurypelma (7 Tiere von 5,7 bis 22 g; Mittelwert 15 g) wurden insgesamt 72, an Pandinus (6 Tiere von 7,5 bis 22 g; Mittelwert 15,1 g) 55, an Cupiennius (6 Tiere von 3,0 bis 3,6 g; Mittelwert 3,16 g) und an Leiurus (4 Tiere von 1,9 bis 4,3 g; Mittelwert 2,75 g) je 20 Einzelmessungen durchgeführt. Mehrfachmessungen an den selben Individuen bei gleicher Stimulationsdauer - sie wurden nach Erreichen der Ruhe-CO₂-Abgabe teilweise erneut stimuliert - unterschieden sich meist nur geringfügig. Sie wurden daher gemittelt und im Vergleich zu den nur einmal durchgeführten Versuchen als eine Messung gewertet. Bei Eurypelma verblieben von 72 Einzelmessungen 38, bei Pandinus von 50 Einzelmessungen 32, bei Cupiennius von 20 Einzelmessungen 12 und bei Leiurus von 20 Einzelmessungen 11 gewertete Messungen. Abb.19 zeigt den gemittelten Verlauf der CO₂-Abgabe bei verschiedener Stimulationsdauer bei Eurypelma, Pandinus, Cupiennius und Leiurus. Bei Eurypelma und Pandinus steigt das Maximum der CO₂-Abgabe mit längerer Stimulationsdauer bis 120 sec

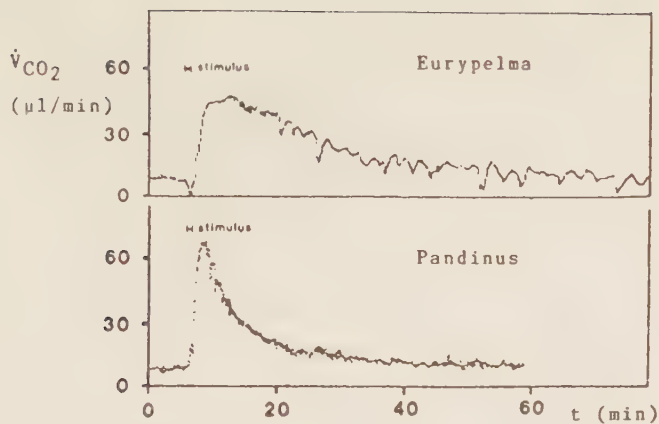


Abb.18

Verlauf der CO_2 -Abgabe vor, während und nach 60 sec Stimulation (Einzelbeispiele), ATPD).

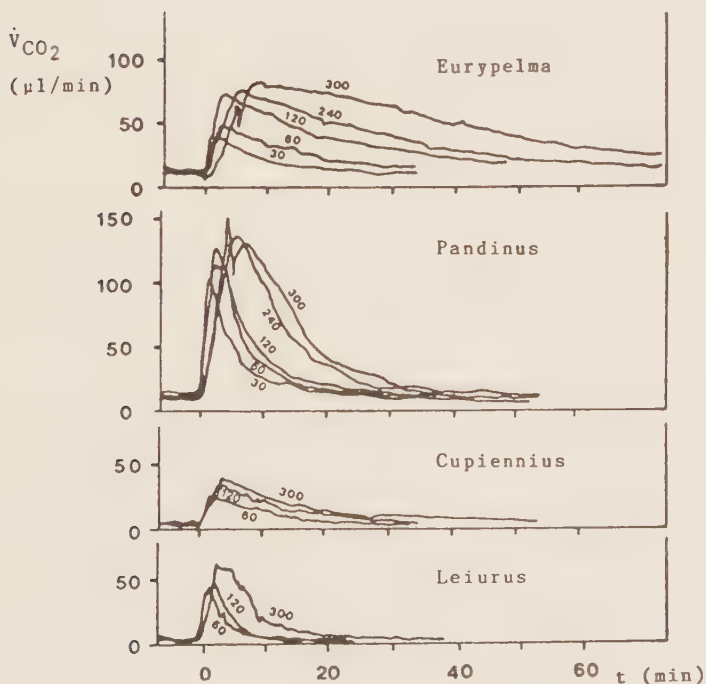


Abb.19

CO_2 -Abgabe bei 30, 60, 120, 240 und 300 sec Stimulation (Mittelwerte, ATPD)

steiler, über 120 sec nur noch weniger steil an. Die Vergleichsmessungen an Cupiennius und Leiurus zeigen ähnliche Verhältnisse. Auch hier ist beim Skorpion die maximale CO₂-Abgabe höher und die Erholungszeit kürzer als bei der Spinne. Beide Größen steigen auch hier mit längerer Stimulationsdauer.

Abb.20 zeigt die Mittelwerte aller durchgeführten Messungen. Hier werden die Charakteristiken der CO₂-Abgabe bei den bei den Spinnen und Skorpionen besonders deutlich. Die bei den Einzelmessungen beobachteten Schwankungen sind hier wegen der hohen Zahl der gemittelten Messungen nicht mehr sichtbar, das Absinken der CO₂-Abgabe während Aktivität aber noch klar zu erkennen. Auch bei Cupiennius und Leiurus ist der unterschiedliche Verlauf zu sehen.

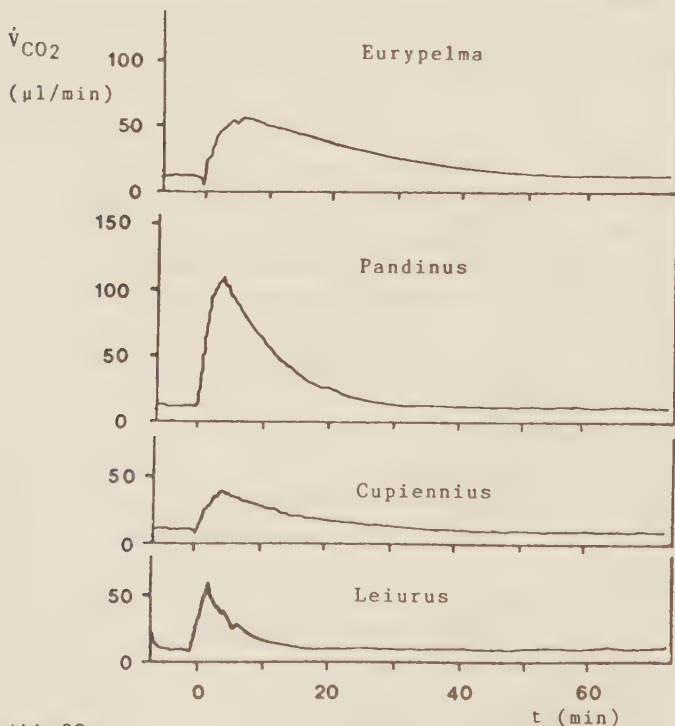


Abb.20

CO₂-Abgabe nach Stimulation; Mittelwerte aller Messungen, unabhängig von der Stimulationsdauer. Man beachte den für die beiden Spinnen einerseits, für die beiden Skorpione andererseits typischen Verlauf, insbesondere den kurzfristigen Abfall vor dem Anstieg bei den Spinnen.

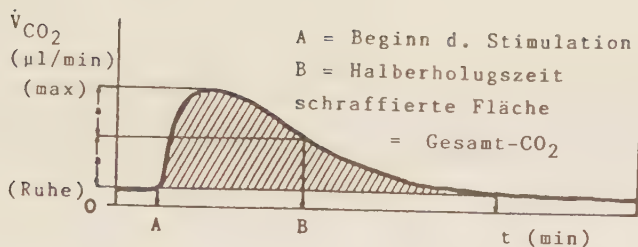


Abb. 21

Die ausgewerteten Größen

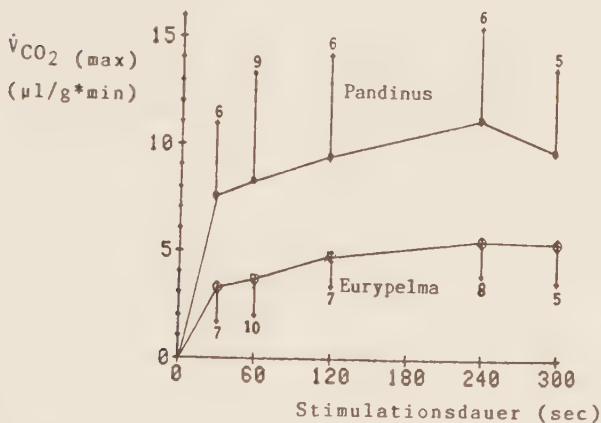


Abb. 21a

Stimationsdauer und gewichtsspezifische maximale CO_2 -Abgabe, Standardabweichung und Zahl der Versuche (ATPD)

Abb. 21 zeigt schematisch die im Folgenden ausgewerteten Größen: CO_2 -Abgabe in Ruhe, maximale CO_2 -Abgabe und Halberholungszeit (hier wird die halbe Differenz zwischen Ruhe- und maximaler CO_2 -Abgabe wieder unterschritten, gerechnet ab Stimationsbeginn). Die gesamte Erholungszeit war stets mehr als doppelt so lang wie die Halberholungszeit, aber im Einzelfall schlecht abzulesen. Sie wurde daher nicht ausgewertet. Die Auswertung der Versuchsreihe nach gewichtsspezifischer CO_2 -Abgabe (in $\mu\text{l}CO_2/\text{g} \cdot \text{min}$) führte zu weit höheren Varianzen als nach absoluter CO_2 -Abgabe (in $\mu\text{l}CO_2/\text{min}$; vergleiche Abb. 21a mit Abb. 23). Es lässt sich auch kein Zusammenhang zwischen Körpergewicht und maximaler CO_2 -Abgabe

feststellen, auch dann nicht, wenn die Stimulationsdauer mit berücksichtigt wird (Abb.21b). Daher wurde wie bei den Respirometerversuchen auf eine Auswertung nach gewichtsspezifischer CO_2 -Abgabe verzichtet.

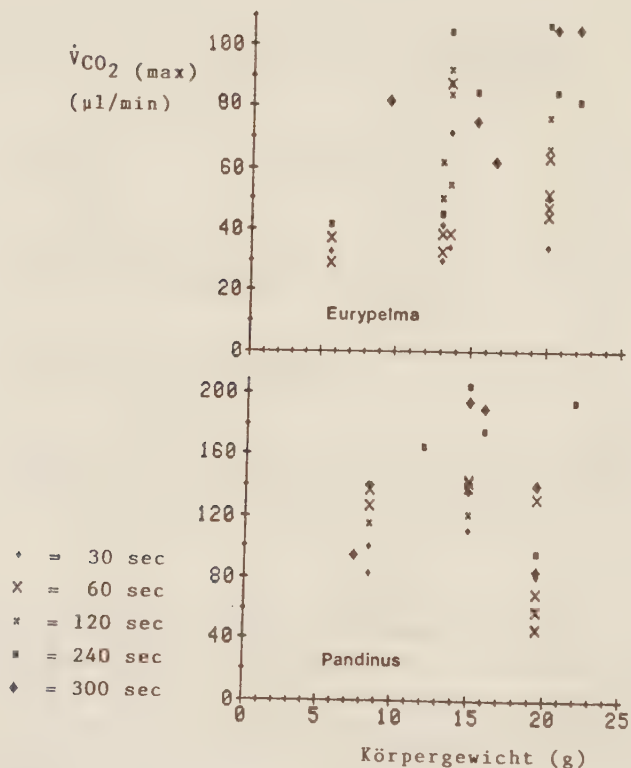


Abb.21b

Körpergewicht und maximale CO_2 -Abgabe bei verschiedener Stimulationsdauer (ATPD)

Mit steigender Stimulationsdauer steigt auch die entstehende Menge an Gesamt-CO₂, der CO₂-Mehrabgabe über dem Ruhewert. Abb.22 zeigt die Mittelwerte für Eurypelma und Pandinus. Die Tiere zeigen hier keine wesentlichen Unterschiede, allerdings ist der Anstieg mit zunehmender Stimulationsdauer bei Eurypelma geringfügig größer als bei Pandinus. Bei Cupiennius und Leiurus zeigen sich ähnliche Verhältnisse. Der fehlende Anstieg des Gesamt-CO₂ bei Cupiennius bei der sehr langen Stimulationsdauer von 300 sec kann mit der (im Vergleich zu Eurypelma) noch schnelleren Ermüdbarkeit in Zusammenhang stehen.

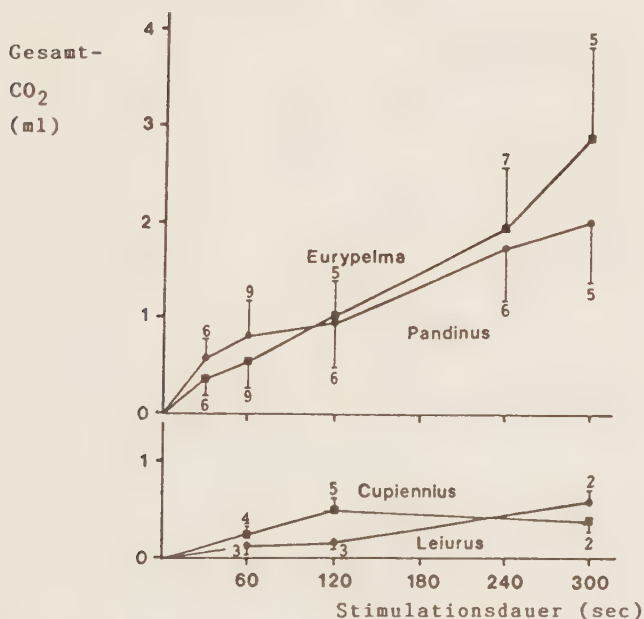


Abb.22

Stimulationsdauer und Gesamt-CO₂, Standardabweichung und Zahl der Versuche (ATPD)

Vergleicht man die Stimulationsdauer mit der maximalen CO_2 -Abgabe (Abb.23), zeigen sich deutliche Unterschiede zwischen Eurypelma und Pandinus. Bei jeder Stimulationsdauer ist die maximale CO_2 -Abgabe bei Pandinus etwa doppelt so hoch wie bei Eurypelma. Die maximale CO_2 -Abgabe steigt bei beiden Tieren mit steigender Stimulationsdauer an. Daher erreicht Pandinus schon beim 30 sec - Stimulus ca. 60% des höchsten erreichten Wertes. Bei sehr langem Stimulus steigt die maximale CO_2 -Abgabe jedoch kaum mehr an. Es wird offensichtlich eine Leistungsgrenze erreicht. Bei Cupiennius und Leiurus sind diese Verhältnisse ähnlich. Auch hier ist die maximale CO_2 -Abgabe des Skorpions stets höher als die der Spinne, aber das Plateau wird schon zwischen 60 und 120 sec

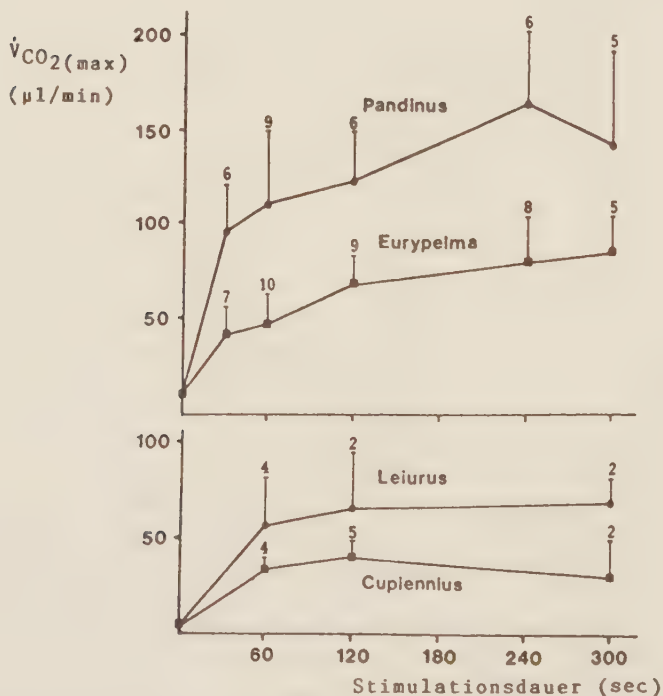


Abb.23

Stimulationsdauer und maximale CO_2 -Abgabe, Standardabweichung und Zahl der Versuche (ATPD)

Stimulationsdauer erreicht. Vergleicht man die Stimulationsdauer mit der Halberholungszeit (Abb.24), so werden auch hier wieder Unterschiede zwischen Eurypelma und Pandinus deutlich. Die Halberholungszeit ist bei Eurypelma bei jeder Stimulationsdauer etwa doppelt so lang wie bei Pandinus. Sie steigt bei beiden Tieren mit der Stimulationsdauer. Bei Eurypelma steigt die Halberholungszeit beim 300 sec - Stimulus besonders hoch. Entsprechend ist bei Cupiennius die Halberholungszeit etwa doppelt so lang oder länger wie bei Leiurus. Sie liegt jedoch bei Cupiennius zu jeder Stimulationsdauer auf etwa dem gleichen Niveau. Dies kann wieder mit der besonders schnellen Ermüdbarkeit von Cupiennius zusammenhängen. Bei einer Stimulationsdauer von 60 sec wird hier wohl schon eine Leistungsgrenze erreicht (s.o., vgl. Abb. 19, 22 und 23).

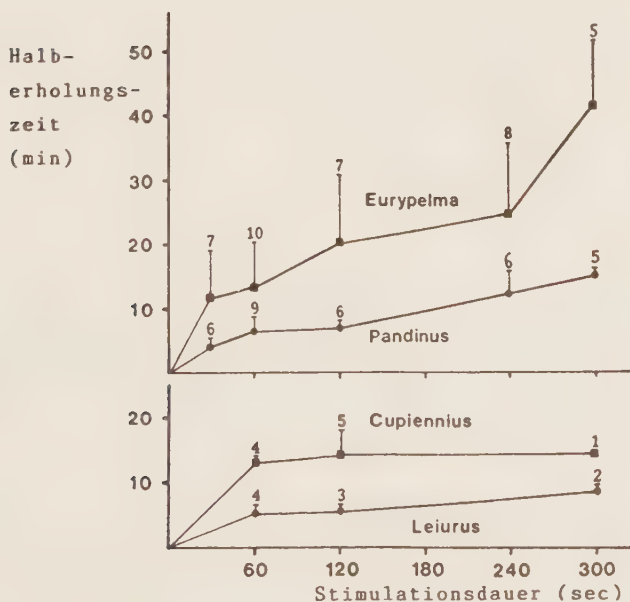


Abb. 24

Stimulationsdauer und Halberholungszeit, Standard-
Abweichung und Zahl der Versuche

Alle diese Werte sind mit einer hohen Varianz behaftet. Nimmt man aber anstatt der Stimulationsdauer das Gesamt-CO₂ selber als Maß für die geleistete Arbeit, wird ein besserer Vergleich der Daten möglich (Abb.25). Die maximale CO₂-Abgabe steigt bei Pandinus etwa doppelt so hoch wie bei Eurypelma. Eurypelma scheint dabei eine nicht überschreitbare maximale CO₂-Abgabe - eine Leistungsgrenze - zu erreichen. Die höchsten Werte wurden nur von größeren Tieren (Körpergewicht > 15g) erreicht. Beim Vergleich von Cupiennius und Leiurus zeigen sich vergleichbare Verhältnisse.

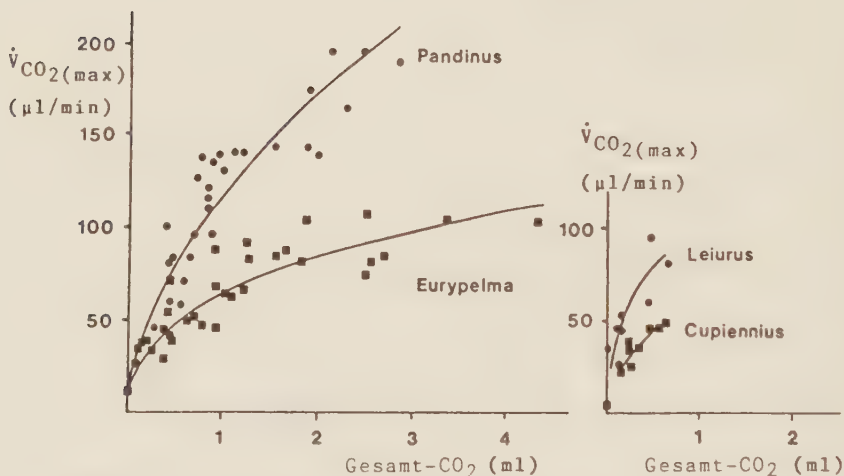


Abb.25

Gesamt-CO₂ und maximale CO₂-Abgabe. Die Quadrate symbolisieren die einzelnen Meßwerte bei Spinnen, Punkte die Skorpione. Die Kurven (Polynome 2.Grades) verdeutlichen die Zusammenhänge. (ATPD)

Umgekehrt ist die Halberholungszeit bei Eurypelma etwa doppelt so lang wie bei Pandinus (Abb.26). Pandinus überschritt nie eine Halberholungszeit von 16 min. Im Falle von Cupiennius und Leiurus wurden die Einzelwerte in Gruppen zusammengefaßt. Dadurch wird auch hier deutlich, daß die Halberholungszeit bei Cupiennius bei gleichem Gesamt-CO₂ stets erheblich länger ist als von Pandinus. Je höher das Gesamt-CO₂, desto höher steigt die maximale CO₂-Abgabe, und desto länger wird die Erholungszeit. In Abb. 25 und 26 sind Polynome 2. Grades eingezeichnet, die die Beziehungen der einzelnen Meßgrößen verdeutlichen. Die Ruhewerte sind in die Kurvenberechnung mit einbezogen. Bei einem Gesamt-CO₂ von 2 ml erreicht Eurypelma eine maximale CO₂-Abgabe von ca. 90 µl/min, Pandinus den beinahe doppelt so hohen Wert von ca. 175 µl/min. Umgekehrt benötigt bei gleichem Gesamt-CO₂ Eurypelma eine Halberholungszeit von ca. 28 min, Pandinus mit ca. 13 min etwas weniger als die Hälfte. Für ein Gesamt-CO₂ von 0,5 ml benötigt Cupiennius eine Halberholungszeit von ca. 22 min, Leiurus nur von ca. 8 min.

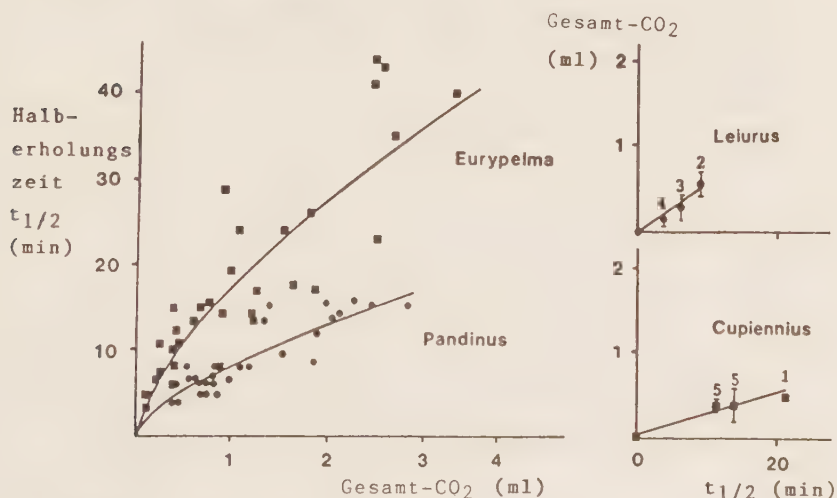


Abb.26

Gesamt-CO₂ und Halberholungszeit (Symbole wie Abb.25). Bei Cupiennius und Leiurus war die Varianz der Einzelwerte sehr hoch. Sie wurden daher in Gruppen zusammengefaßt (Standardabweichung, Zahl der zusammengefaßten Einzelwerte)

Sowohl bei Eurypelma als auch bei Pandinus wird die maximale CO₂-Abgabe erst nach Ende der Stimulation erreicht (Abb.27). Die Zeit bis zum Erreichen der maximalen CO₂-Abgabe (gerechnet ab Stimulationsende) ist mehr oder weniger konstant. Bei Eurypelma liegt die maximale CO₂-Abgabe in vielen Fällen später als bei Pandinus; so auch beim 60 sec - Stimulus, bei dem die meisten Messungen durchgeführt wurden. Dies wird auch beim Vergleich Cupiennius/Leiurus deutlich. Die Varianzen dieser Messungen sind allerdings groß. Die maximale CO₂-Abgabe wird meist 1 bis 2 min nach Ende der Aktivität erreicht, wobei Cupiennius eine etwas längere Zeitspanne benötigt als Leiurus.

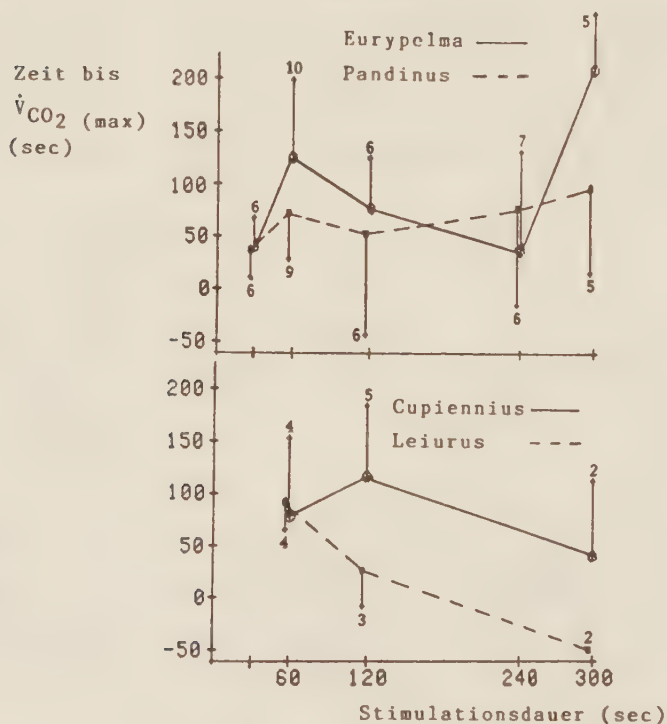


Abb.27

Stimulationsdauer und die Zeit bis zum Erreichen der maximalen CO₂-Abgabe, gerechnet ab Stimulationsende, Standardabweichung und Zahl der Versuche

Bei Eurypelma reduziert sich die CO_2 -Abgabe bei fast allen Messungen zu Beginn der Aktivität auf mindestens den halben Ruhewert, häufig ganz auf Null. Für eine genauere Quantifizierung der $\dot{V}\text{CO}_2$ -Reduktion reichte die zeitliche Auflösung der Meßgeräte nicht ganz aus. Dennoch zeigt sich trotz hoher Varianz (Abb. 28), daß sich die Gesamtdauer der $\dot{V}\text{CO}_2$ -Reduktion im Mittel nicht wesentlich mit der Stimulationsdauer verlängert, unter der jeweiligen Stimulationsdauer liegt und die 60 sec-Grenze nur in einigen Fällen bei sehr langer Stimulationsdauer überschreitet.

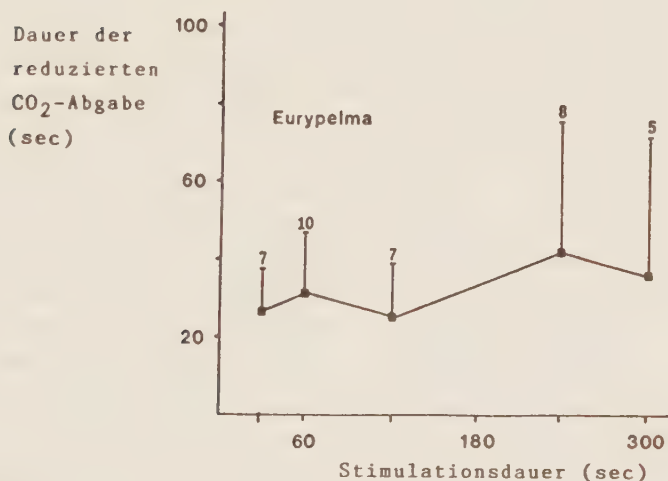


Abb. 28

Stimulationsdauer und die Dauer der reduzierten CO_2 -Abgabe zu Beginn der lokomotorischen Aktivität bei Eurypelma, Standardabweichung und Zahl der Versuche

In Tab. 5 sind die Mittelwerte aller gewerteten Messungen von Eurypelma, Pandinus, Cupiennius und Leiurus zusammengefaßt, und die Verhältnisse der Meßwerte von Eurypelma zu Pandinus sowie von Cupiennius zu Leiurus angegeben. Das mittlere Körpergewicht, die mittlere Stimulationsdauer, sowie die CO₂-Abgabe in Ruhe sind bei Eurypelma und Pandinus bzw. bei Cupiennius und Leiurus fast gleich. Damit sind die folgenden Werte direkt miteinander vergleichbar. Das Gesamt-CO₂ ist bei Eurypelma und Pandinus gleich, bei Cupiennius und Leiurus etwas unterschiedlich. Die Mittelwerte für Eurypelma/Pandinus sind aufgrund der größeren Anzahl der Messungen besser abgesichert als die für Cupiennius/Leiurus. Die maximale CO₂-Abgabe unterscheidet sich erheblich: Eurypelma steigert die CO₂-Abgabe auf das 5,1-fache des Ruhewerts, Pandinus auf das 11-fache (dabei werden die in dieser Versuchsreihe und nicht die in den Respirometern ermittelten Werte zugrundegelegt). Die maximale CO₂-Abgabe von Eurypelma und Pandinus zeigt ein Verhältnis von 0,51; Cupiennius und Leiurus verhalten sich ähnlich. Die Halberholungszeit ist ebenfalls sehr unterschiedlich: Eurypelma braucht ca. 2,4 mal so lange wie Pandinus, ähnlich verhalten sich wieder Cupiennius und Leiurus. Die maximale CO₂-Abgabe ist bei Pandinus etwa doppelt so hoch wie bei Eurypelma. Dieser Befund korrespondiert mit der Anzahl ihrer Buchlungen und deren respiratorischer Oberfläche. Die respiratorische Oberfläche von Leiurus ist jedoch nicht bekannt. Wenn die maximale CO₂-Abgabe weitgehend proportional zur respiratorischen Fläche ist (wie beim Vergleich Eurypelma/Pandinus), so sollte die respiratorische Fläche einer einzelnen Buchlung von Leiurus etwa halb so groß sein wie die von Cupiennius, da Leiurus 8 Buchlungen besitzt gegenüber 2 bei Cupiennius, oder es spielen hier andere Faktoren noch eine Rolle.

Tabelle 5

Mittelwerte verschiedener Daten der CO₂-Abgabe in Ruhe und nach maximaler Aktivität: Vergleich zwischen Eurypelma und Pandinus sowie zwischen Cupiennius und Leiurus. Es wurden alle Messungen über sämtliche Stimulationszeiten gemittelt.
(22°C, STPD; in Klammern die Standardabweichung)

	Verhältnis			Verhältnis		
	Eury.	Pand.	Eury./Pand.	Cupi.	Lei.	Cupi./Lei.
Zahl der Messungen *	38	32		12	11	
Gewicht (g)	15,0 (4,69)	15,1 (4,52)	1	3,16 (0,38)	2,75 (1,24)	1,1
Stimulationsdauer (sec)	138 (99)	138 (104)	1	135 (85)	131 (88,2)	1
Gesamt-CO ₂ (ml) **	1,12 (0,98)	1,15 (0,68)	1	0,39 (0,15)	0,27 (0,21)	1,4
$\dot{V}CO_2$ (RUHE) (μ l/min)	12,3 (4,56)	11,2 (3,97)	1,1	3,52 (1,72)	2,88 (1,43)	1,2
	↓ *5,1	↓ *11				
$\dot{V}CO_2$ (MAX) (μ l/min)	62,7 (24,3)	123 (42,2)	0,5	36,3 (2,8)	58,4 (1,58)	0,6
Halberholungszeit (min)***	20,2 (13,0)	8,30 (4,36)	2,4	13,3 (2,8)	6,1 (1,58)	2,2

zum weiteren Vergleich:

Resp. Fläche 15g-Tier (cm ²)	50,0	77,8	0,6			
Zahl der Buchlungen	4	8	0,5	2	8	0,25

* Messungen mit gleicher Stimulationsdauer beim selben Individuum wurden gemittelt (siehe Text)

** CO₂-Mehrabgabe über dem Ruhewert nach maximaler Aktivität als Folge der dabei eingegangenen O₂-Schuld

*** hier wird im Laufe der Erholungsphase die halbe Differenz zwischen Ruhe- und maximaler CO₂-Abgabe wieder unterschritten

Tabelle 6

Wasserverlust einiger Arthropoden

Außer bei Pandinus imperator handelt es sich nur um Bewohner von Trockengebieten.

Art	Temperatur (°C)	Wasserverlust (% Körper- gewicht/h)	Autor
Skorpione			
<u>Leiurus quinquestriatus</u>	33	0,030	Cloudsley-Thompson (1961a)
<u>Centuroides sculpturatus</u>	30	0,091	Hadley (1970)
<u>Diplocentrus sp.</u>	30	0,044	"
<u>Hadrurus arizonensis</u>	30	0,028	"
<u>Pandinus imperator</u>	22	0,088	vorliegende Arbeit
Vogelspinnen			
<u>Aphonopelma sp.</u>	10	0,014	Seymour & Vinegar (1973)
"	30	0,073	" "
<u>Eurypelma sp.</u>	33	0,147	Cloudsley-Thompson (1967)
<u>Eurypelma californicum</u>	25	0,45	Herreid (1969)
" "	15	0,017	Löw (1983)
" "	25	0,046	"
" "	35	0,077	"
" "	22	0,082	vorliegende Arbeit
Walzenspinnen			
<u>Galeodes arabs</u>	33	0,090	Cloudsley-Thompson (1961b)
Heuschrecken			
<u>Locusta migratoria</u>	30	0,32	Loveridge (1967)
Schwarzkäfer			
<u>Eleodes armata</u>	30	0,245	Ahearn & Hadley (1969)
<u>Cryptoglossa verrucosa</u>	30	0,120	" "

4. Vergleich von Wasser- und CO₂-Abgabe

Mit dem Vergleich des gesamten Wasserverlustes von Eurypelma als Bewohner von Trockengebieten und Pandinus als Bewohner von Feuchtgebieten wird untersucht, ob Eurypelma gegenüber Pandinus als Anpassung an ihr Habitat eine besonders niedrige Wasserverlustrate hat. Die parallele Messung der CO₂-Abgabe zeigt, wie stark die Wasserverlustrate an die Atmung gekoppelt ist. Der Wasserverlust bei Eurypelma und Pandinus in Ruhe und nach 60 sec Stimulationsdauer wurde mit der parallel gemessenen CO₂-Abgabe verglichen (Versuchsaufbau Abb.5). Wie unter "Material und Methoden" beschrieben, ist die $\dot{M}_{H_2O}$ -Messung nicht so genau wie die $\dot{V}CO_2$ -Messung.

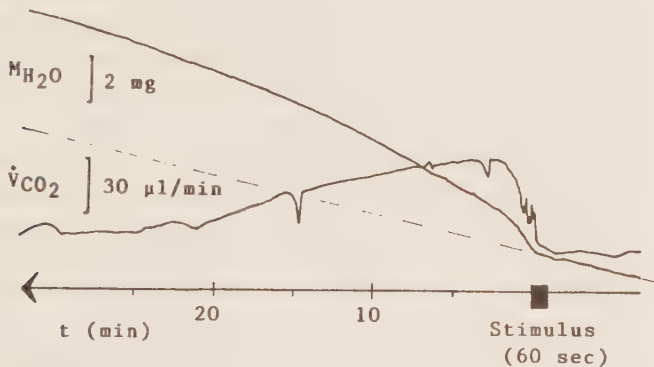


Abb.29

gleichzeitige Messung von CO₂- und H₂O-Abgabe (Eurypelma, Zeitachse von rechts nach links).

Man beachte, daß das Signal der Waage (M_{H_2O}) noch nicht gegen die Zeit differenziert ist. Die Ruhe-H₂O-Abgabe ist durch die gestrichelte Linie wiedergegeben.

Abb.29 zeigt das Originalprotokoll einer $\dot{V}CO_2/M_{H_2O}$ - Messung an Eurypelma vor und nach 60 sec Aktivität. Während des Stimulus fiel bei diesem Versuch die CO₂-Abgabe entgegen dem Regelfall nicht kurzfristig unter den Ruhewert. Direkt nach Ende des Stimulus steigt die Gewichtsdifferenz gegenüber dem Ruhewert deutlich an und nähert sich im Laufe der Erholung wieder an den Ruhewert. An

solchen Protokollen wurde die Steigung des MH_2O -Signals und der gleichzeitige $\dot{V}\text{CO}_2$ -Wert in Abständen von 2,5 min (frühe Erholungsphase) oder 5 min (spätere Erholungsphase) abgelesen. Abb.30 zeigt 2 Versuche bei Eurypelma, Abb.31 die Mittelwerte der insgesamt 17 Messungen an Eurypelma (6 Tiere von 6,7 bis 12,3 g; Mittelwert 9,5 g) und 4 Messungen an Pandinus (4 Tiere von 9,2 bis 17,7 g; Mittelwert 13,6 g). Die Messungen an Eurypelma sind wegen der höheren Versuchszahl besser gesichert.

Die Ruhewerte der CO_2 -Abgabe entsprechen etwa den oben beschriebenen Versuchsergebnissen. Der Wasserverlust steigt nach Aktivität steil an und erreicht ähnlich der CO_2 -Abgabe nach ca. 30 bis 40 min wieder den Ruhewert. Der Wasserverlust liegt im Mittel bei Eurypelma (Pandinus) in Ruhe bei ca. 0,13 (0,2) mg/min oder 0,82 (0,88) mg/g $\cdot$ h und steigt nach Aktivität auf ca. 0,45 (0,41) mg/min, also etwa um das 3,5 (2,05)-fache. Der Wasserverlust unterscheidet sich zwischen Eurypelma und Pandinus trotz der bei Pandinus erheblich höheren CO_2 -Abgabe nicht wesentlich.

In 2 Langzeituntersuchungen wurde der Gewichtsverlust einer Eurypelma (16 g) und eines Pandinus (16,5 g) nach 42 bzw. 26 h Aufenthalt in einem Gefäß bei 20°C und 0% r.F. festgestellt. Die Tiere gaben in dieser Zeit keinen Kot ab, der Gewichtsverlust sollte also auf Wasserverlust zurückzuführen sein. Die Wasserverlustrate errechnet sich aus der Summe von Gewichtsverlust (Eurypelma 13,28 mg/h; Pandinus 20,6 mg/h) und dem Oxidationswasser, das beim Ruhe- O_2 -Verbrauch (Eurypelma 0,19 ml/h und Pandinus 0,23 ml/h, entsprechend Abb.13 und 14) bei Fettverbrennung ($\text{RQ} = 0,71$) entsteht (ca. 0,5 mg $\text{H}_2\text{O}/\text{ml O}_2$), zu 0,83 mg/g $\cdot$ h (Eurypelma) und 1,25 mg/g $\cdot$ h (Pandinus). Das entspricht etwa den Mittelwerten des Ruhewertes der oben beschriebenen Messungen. Wegen des besonders niedrigen Ruhestoffwechsels liegt der Anteil des Oxidationswassers am gesamten Wasserverlust bei beiden Tieren unter 1 % und fällt daher kaum ins Gewicht. Die Ergebnisse von Eurypelma und Pandinus liegen im ähnlichen Bereich wie die Daten anderer Autoren über verschiedene Arthropoden, die leider ausschließlich aus Trockengebieten stammen (Tabelle 6).

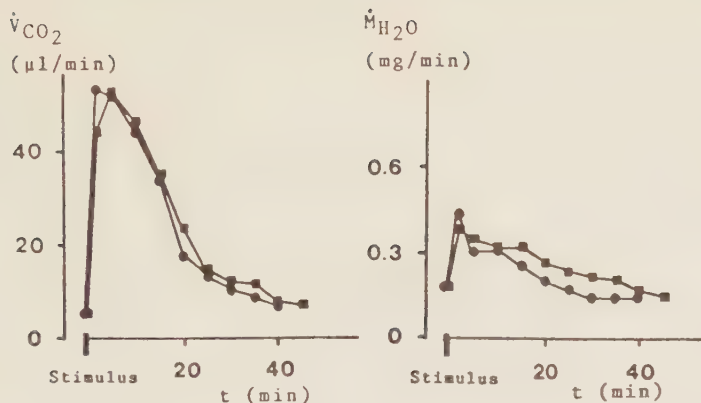


Abb. 30

H₂O und CO₂-Abgabe bei Eurypelma: zwei Einzelmessungen.
Die verschiedenen Symbole kennzeichnen die beiden
Individuen. (Stimulationsdauer 60 sec, ATPD)

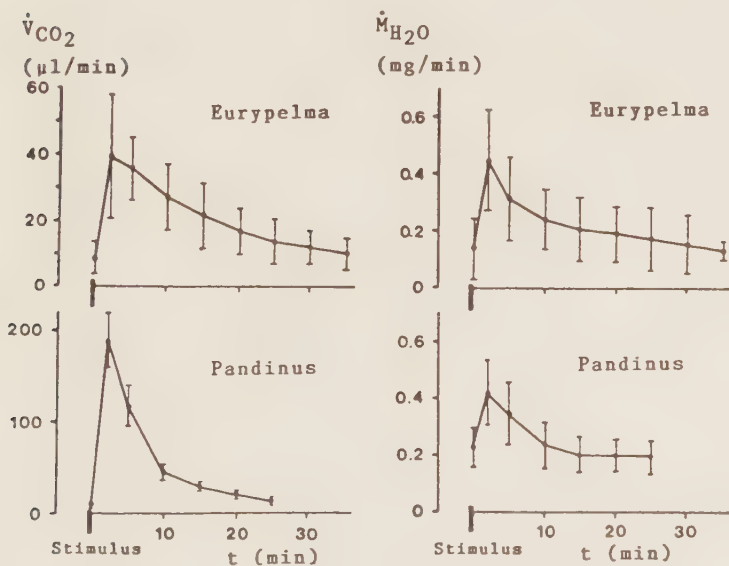


Abb. 31

H₂O und CO₂-Abgabe bei Eurypelma: Mittelwerte von 17
Messungen an 6 Tieren und Pandinus: Mittelwerte von
4 Messungen an 4 Tieren mit Standardabweichung
(Stimulationsdauer 60 sec, ATPD)

5. Herzfrequenz und CO₂-Abgabe

Die Herzfrequenz stellt ein indirektes Maß für die Perfusion der Buchlungen dar. Der Vergleich mit der CO₂-Abgabe zeigt, in welchem Maß diese vor allem in der Erholungsphase bei Eurypelma nach einer Stimulationsdauer von 60 sec an die Perfusion gekoppelt ist, und in welchem Verhältnis beide Größen zueinander stehen (Versuchsaufbau Abb.4). Die Temperatur betrug bei diesen Versuchen 26 bis 28°C. Dabei wurde das Verhalten beider Größen sowohl bezüglich der kurzen Schwankungen der CO₂-Abgabe mit einer Frequenz von ca. 1 bis 3 min⁻¹ in der späten Erholungsphase (siehe oben) als auch über den Verlauf der ganzen Meßzyklen untersucht.

Abb.32 zeigt eine Originalaufzeichnung beginnend mit einer späten Erholungsphase. Die Schwankungen der CO₂-Abgabe (Frequenz ca. 1 min⁻¹) korrelieren direkt mit Schwankungen der Herzfrequenz. Nach einem 60 sec-Stimulus steigen erst Herzfrequenz und ca. 1,5 min später die CO₂-Abgabe auf ein Maximum. Dabei verschwinden die Schwankungen der CO₂-Abgabe weitgehend. Die kurzen Einbrüche der Herzfrequenz während Aktivität und der ersten postaktiven Phase (zwischen der 15. und 20. Minute) sind Artefakte, verursacht durch nicht-herzsynchrone Cuticulaverformungen und entsprechende Einschwingvorgänge der Hoch-Tiefpasskombination. Dies konnte am parallel geschalteten Oszillograph (siehe Material und Methoden) beobachtet werden. In der späteren Erholungsphase treten die parallelen Schwankungen von CO₂-Abgabe und Herzfrequenz wieder auf. Abb.33 zeigt zwei weitere Beispiele, gemessen an anderen Individuen: oben im annähernden Ruhezustand, unten in der Erholungsphase. In beiden Beispielen korrelierten Herzfrequenz und CO₂-Abgabe wieder bis hin zu kleinsten Schwankungen. Dies zeigen noch deutlicher die mit einem 0,1 Hz-Tiefpass gefilterten und vergrößerten Ausschnitte (rechts). Abb.34 zeigt weitere Ausschnitte aus der Erholungsphase bei verschiedenen Individuen und verdeutlicht den engen Zusammenhang von Herzfrequenz und CO₂-Abgabe. Auch bei dieser Versuchsreihe gab es Tiere, bei denen die CO₂-Abgabe während der Erholungsphase nicht schwankte, sondern wie auch die Herzfrequenz glatt verlief. Beide Meßgrößen ändern sich also im Bereich kürzerer Zeitabschnitte weitgehend parallel.

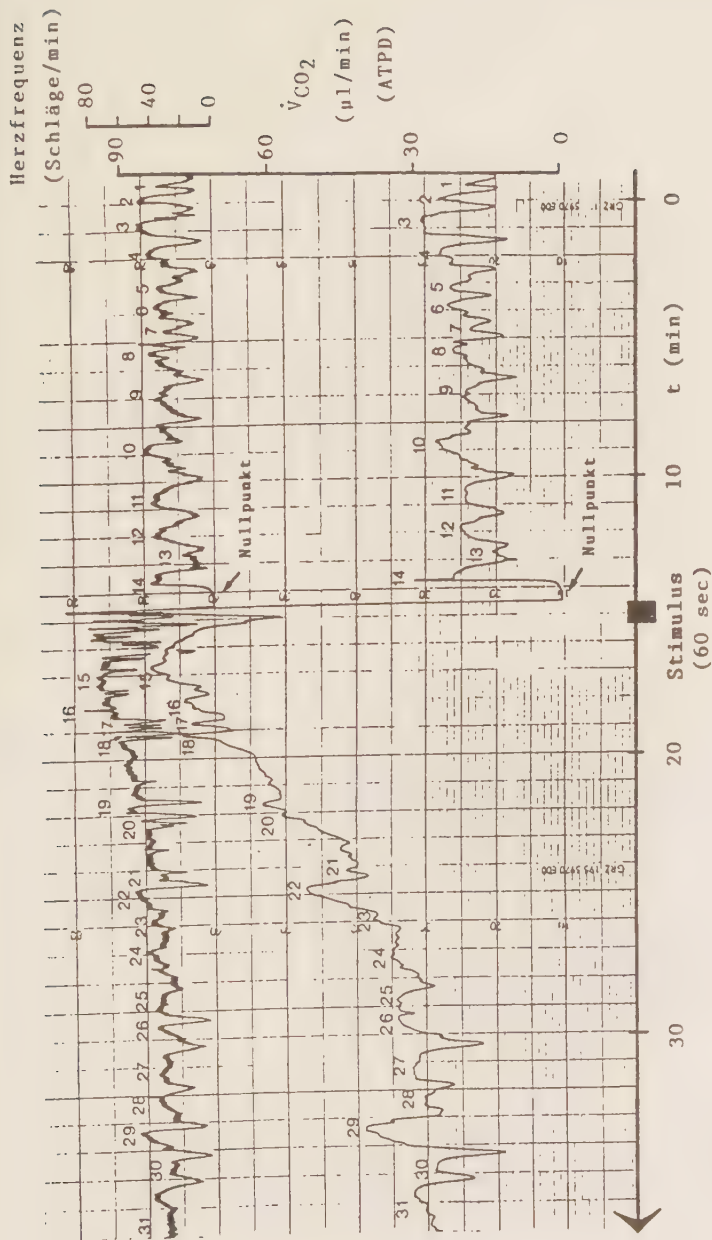


Abb. 32

Herzfrequenz und CO_2 -Abgabe bei Eurytelma in Ruhe, Aktivität und Erholung (Zeitachse von rechts nach links). Vor dem Stimulus wurde bei beiden Meßgrößen der Nullpunkt kontrolliert. Während der Aktivität ist das Signal der Herzfrequenz gestört. Die Zahlen geben die untereinander korrelierenden Schwankungen an.

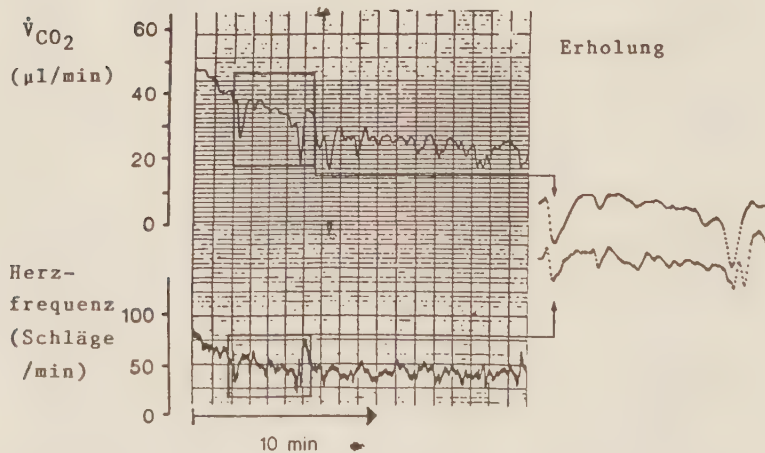
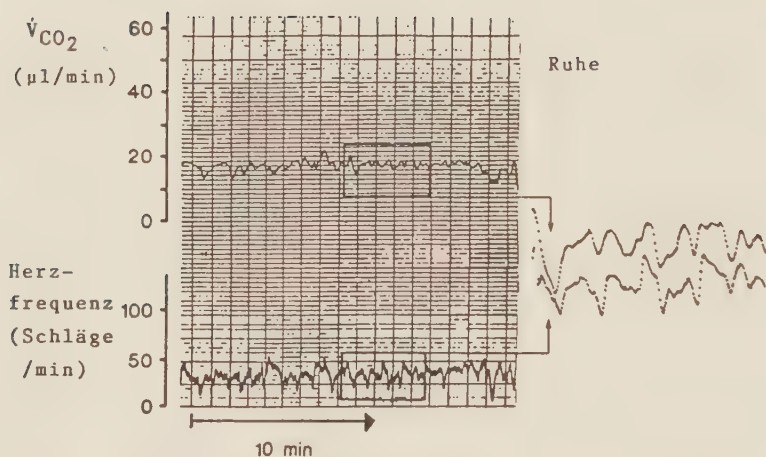


Abb.33

Herzfrequenz und CO_2 -Abgabe bei Eurypelma: Ausschnitte von zwei Messungen, oben in Ruhe, unten in der Erholungsphase, rechts vergrößerte Ausschnitte. (ATPD)

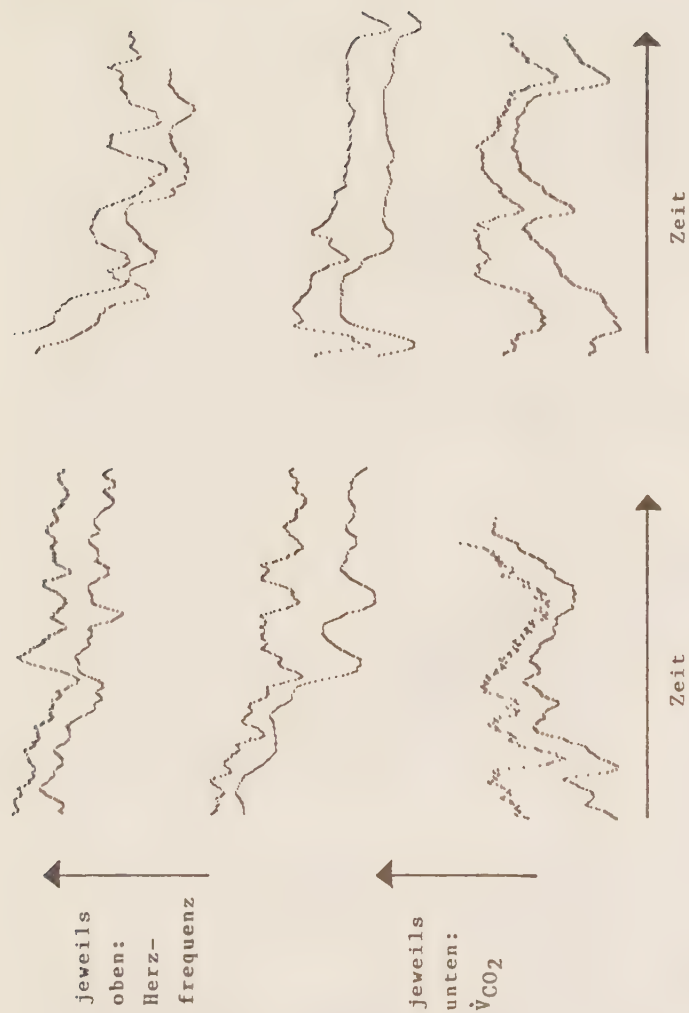


Abb. 34

Korrelation von Herzfrequenz und CO_2 -Abgabe bei Eurypelma: Ausschnitte aus der späteren Erholungsphase, jeweils oben die Herzfrequenz, unten die CO_2 -Abgabe (nicht skaliert)

Die Mittelwerte von Herzfrequenz und CO_2 -Abgabe aller 14 Messungen an 7 Tieren (9,2 bis 14 g, Mittelwert 9,8 g), verlaufen im Prinzip ähnlich: nach Aktivität steigen sie steil zu einem Maximum, um dann allmählich wieder die Ruhewerte zu erreichen (Abb.35). Während der Aktivität konnte hier kein Einbruch der CO_2 -Abgabe festgestellt werden, vielleicht als Folge der im Vergleich zur

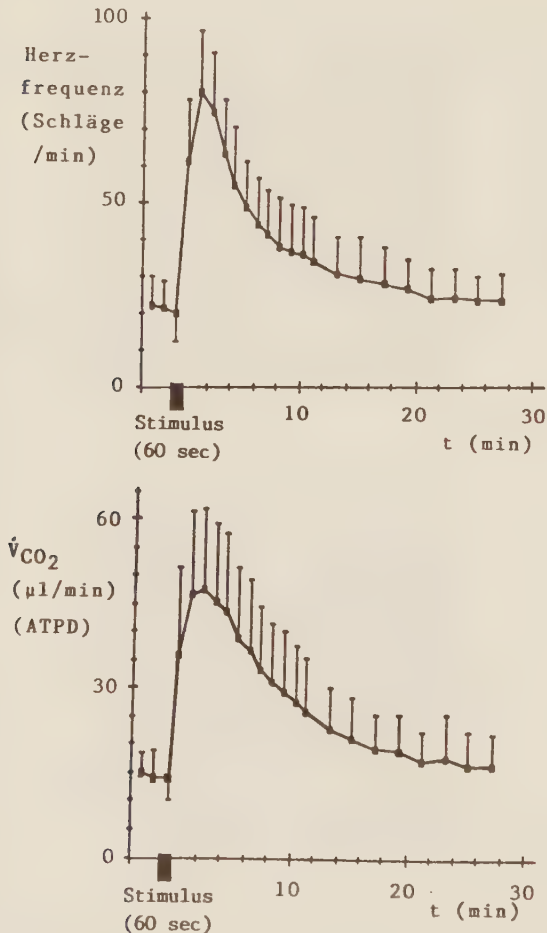


Abb.35

gleichzeitige Messung von Herzfrequenz (oben) und CO_2 -Abgabe (unten) an Eurypelma (Mittelwerte und Standardabweichung von 14 Versuchen an 7 Tieren von 9,2 - 14 g)

oben beschriebenen Versuchsreihe erheblich geringeren Bewegungsfreiheit der Versuchstiere in der Meßkammer (Abb.4). Das Maximum der CO_2 -Abgabe liegt - ähnlich wie bei den oben beschriebenen $\dot{V}\text{CO}_2$ -Messungen - bei 48 $\mu\text{l}/\text{min}$, das der Herzfrequenz bei 80 Schlägen/min. Die Ruhewerte der CO_2 -Abgabe entsprechen ebenfalls denen in den oben beschriebenen Versuchen. Sie liegen über den in den Respirometern ermittelten Werten. Die Ruhewerte der Herzfrequenz entsprechen etwa dem Ruhewert nach Tilling (1986). Der zeitliche Verlauf beider Größen über einen ganzen Meßzyklus betrachtet ist jedoch unterschiedlich: die CO_2 -Abgabe erreicht ca. 2 min nach Aktivitätsende ihr Maximum, die Herzfrequenz schon nach ca. 1 min. Außerdem ist die Halberholungszeit der Herzfrequenz wegen des schnelleren Abfalles nach dem Überschreiten des Maximums mit ca. 5 min kürzer als die der CO_2 -Abgabe mit ca. 7,5 min. Die Ruhewerte werden bei beiden Größen etwa in der gleichen Zeit wieder erreicht.

Vergleicht man die Mittelwerte von CO_2 -Abgabe und Herzfrequenz im Verlauf des Meßzyklus direkt miteinander, zeigt sich eine deutliche Hysterese (Abb.36, gleiche Werte wie Abb.35): die Herzfrequenz steigt schneller als die CO_2 -Abgabe und erreicht eher den Ruhewert.

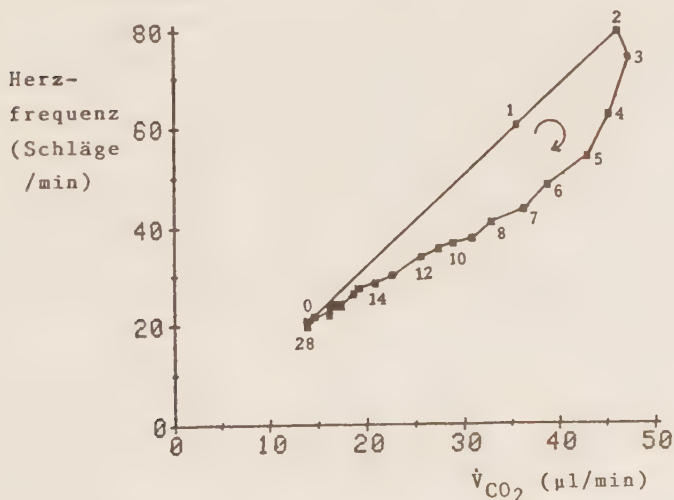


Abb.36

CO_2 -Abgabe und Herzfrequenz bei Eurypelma während Aktivität und Erholungsphase (Mittelwerte der Abb.35). Die Zahlen geben den Zeitverlauf in Minuten an.

6. $\dot{V}O_2$, $\dot{V}CO_2$, RQ, Herzfrequenz und $\dot{M}H_2O$

In den bisherigen Versuchsreihen wurden Herzfrequenz und Wasserverlust verschiedener Meßgrößen getrennt mit der CO_2 -Abgabe verglichen. Die gleichzeitige Messung dieser Größen in Kombination mit der O_2 -Verbrauchsmessung ermöglicht einen direkten quantitativen Vergleich dieser zur Beschreibung der Lungenfunktion wichtigen Parameter (Versuchsaufbau Abb.9). Die Versuche wurden vorwiegend an Eurypelma bei einer Temperatur von 21 bis 23°C durchgeführt. Die Stimulationsdauer betrug 60 sec.

Ein charakteristisches Ergebnis dieser Versuchsreihe zeigt ein Beispiel von Eurypelma (Kondom als Atemmaske, Abb.37): die Aufzeichnung beginnt mit einer späten Erholungsphase, die durch starke synchrone Schwankungen aller drei Meßgrößen ($\dot{V}O_2$, $\dot{V}CO_2$ und Herzfrequenz) charakterisiert ist. Jeder Unregelmäßigkeit der Herzfrequenz lassen sich entsprechende Unregelmäßigkeiten der O_2 -Aufnahme und CO_2 -Abgabe zuordnen. Während des Stimulus ist die Aufzeichnung der Herzfrequenz (durch Offsetverschiebungen des Drucksensorsignals und Einschwingungsvorgänge der Hoch-Tiefpasskombination) gestört. O_2 -Aufnahme und CO_2 -Abgabe sinken stark ab. In den ersten Minuten der Erholungsphase ist die Herzfrequenzmessung noch immer gestört (dies konnte am Oszillographen überprüft werden). Die O_2 -Aufnahme steigt steil an und beginnt früh zu fallen, die CO_2 -Abgabe steigt weniger steil und fällt zunächst kaum ab. In dieser Phase des maximalen Gasaustauschs sind die kurzfristigen Schwankungen weitgehend verschwunden. In der späten Erholungsphase stellen sich wieder starke synchrone Schwankungen aller drei Meßgrößen ein. das Versuchstier wirkte im Übrigen durch das am Pedicellus zusammengezogene Kondom beunruhigt und erreichte keinen typischen Ruhezustand.

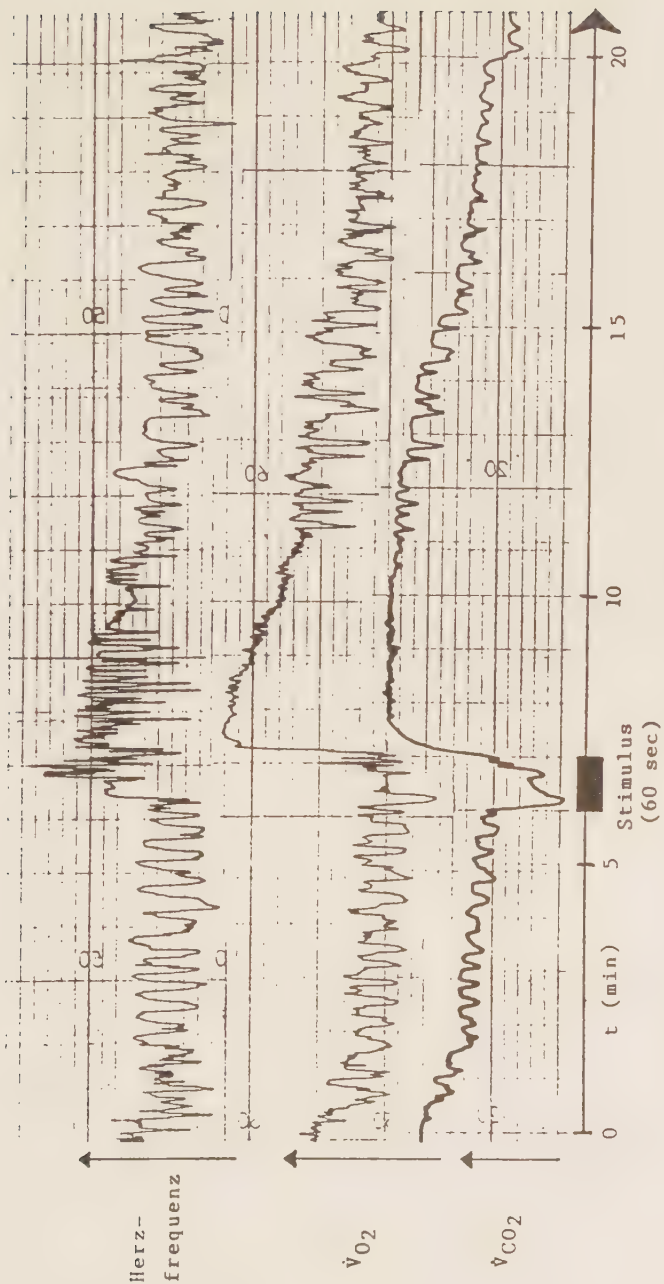


Abb. 37

Herzfrequenz, O_2 -Verbrauch und CO_2 -Abgabe bei Eurypelma vor und nach 60 sec Stimulation. Qualitativer Versuch, der die Parallelität der drei Parameter zeigt.

Abb.38 zeigt ein Beispiel einer quantitativen Messung von Herzfrequenz, O_2 -Aufnahme, CO_2 -Abgabe, den daraus errechneten RQ, sowie den respiratorischen Wasserverlust bei Eurypelma (Atemmaske entsprechend Abb.10). Bei dieser Messung wurden besonders wenige Schwankungen während der späteren Erholungsphase beobachtet. In der Ruhe liegt der RQ bei 0,7, Herzfrequenz und Wasserverlust sind niedrig. Während des Stimulus sinken $\dot{V}O_2$ und $\dot{V}CO_2$ leicht ab. Nach Ende der Aktivität steigen Herzfrequenz und $\dot{V}O_2$ sehr steil an, und erreichen beide nach ca. 2 min ihre Maxima, $\dot{V}CO_2$ hingegen steigt deutlich langsamer und erreicht das Maximum erst ca. 10 min später während des $\dot{V}CO_2$ -Maximums sinken Herzfrequenz und $\dot{V}O_2$ bereits wieder ab. Daher sinkt der RQ bis auf ca. 0,3. Der Wasserverlust steigt ebenfalls an (zum Problem der $\dot{M}H_2O$ -Messung siehe Material und Methoden). Während der Erholungsphase sinken Herzfrequenz, $\dot{V}O_2$ und $\dot{V}CO_2$ wieder auf die Ruhewerte. Zwei Unregelmäßigkeiten in der Herzfrequenz spiegeln sich in der O_2 -Aufnahme wieder (Pfeile). Da $\dot{V}O_2$ schneller sinkt als $\dot{V}CO_2$, steigt der RQ zunächst über den Ruhewert hinaus auf ca. 0,8 um dann wieder auf ca. 0,7 abzufallen. Nach ca. 50 min stellen sich die Ausgangswerte wieder ein. Der Wasserverlust scheint nicht abzufallen. Das kann jedoch ein Artefakt sein (Hysterese der Feuchtesonde, siehe Material und Methoden).

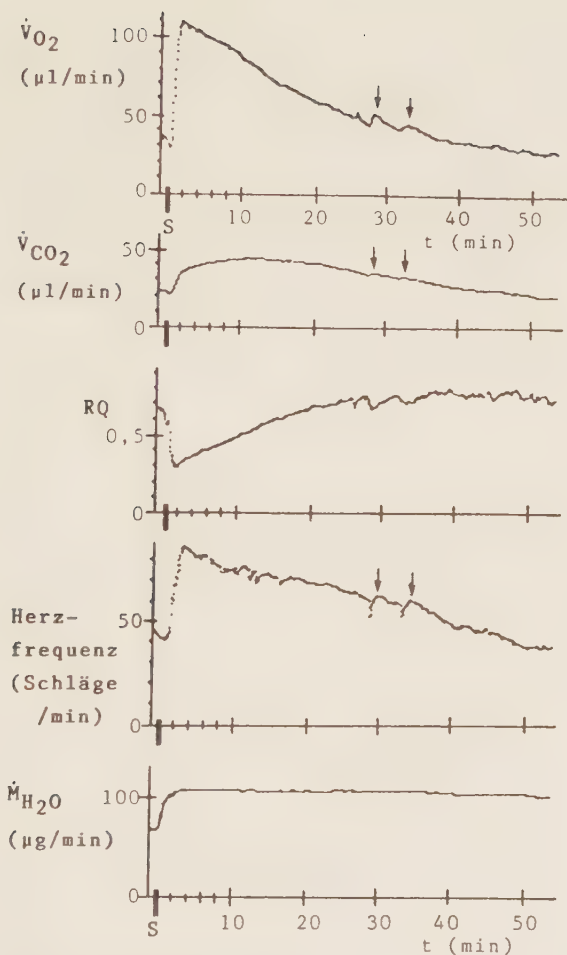


Abb.38

O₂-Verbrauch, CO₂-Abgabe, RQ, Herzfrequenz und respiratorischer Wasserverlust von Eurypelma (13 g, Atemmaske, Einzelversuch) nach 60 sec Stimulation(S). (ATPD)

Abb.39 zeigt ein weiteres Beispiel an Eurypelma, bei dem in der späteren Erholungsphase sehr starke Schwankungen der Meßgrößen auftraten. Wieder steigen nach dem Stimulus Herzfrequenz und $\dot{V}O_2$ schneller als $\dot{V}CO_2$ (und $\dot{M}H_2O$), der RQ fällt stark ab. Während der Maxima treten kaum Schwankungen auf. Diese verstärken sich aber zur späteren Erholungsphase und zeigen sich dabei synchron in $\dot{V}O_2$, $\dot{V}CO_2$, Herzfrequenz und $\dot{M}H_2O$ (Pfeile). Der jetzt wieder über den Ruhewert gestiegene RQ schwankt ebenfalls (die Amplituden der Schwankungen von $\dot{V}O_2$ und $\dot{V}CO_2$ sind unterschiedlich). Nach ca. 50 min sind die Ruhewerte wieder weitgehend erreicht. Die Schwankungen verringerten sich erst später (Abb.39 nicht zu sehen).

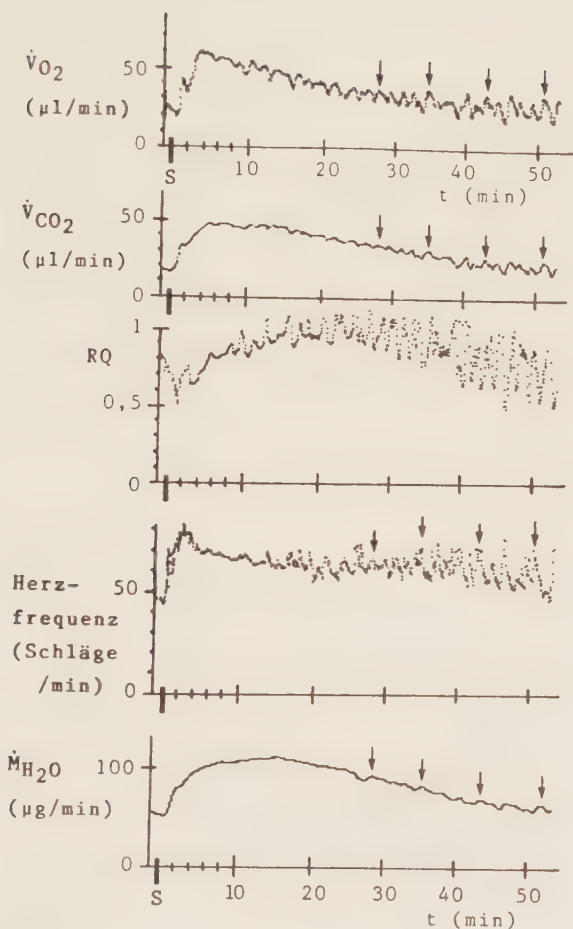


Abb.39

O_2 -Verbrauch, CO_2 -Abgabe, RQ, Herzfrequenz und respiratorischer Wasserverlust bei einer Eurypelma (17 g, Atemmaske, Einzelversuch nach 60 sec Stimulation (S). Die Pfeile markieren vier Beispiele synchroner Schwankungen der Meßgrößen. (ATPD)

Mit der Atemmaske - damit konnten die genauesten Messungen dieser Versuchsreihe durchgeführt werden - wurden 14 Messungen bei Eurypelma (7 Tiere von 10 bis 25 g; Mittelwert = 15,6 g) durchgeführt. Abb.40 zeigt die Mittelwerte, die Standardabweichung alle 3,25 min sowie die jeweilige Zahl der gemittelten Werte. Da nicht alle Datensätze die volle Länge von 52,8 min haben, stammen die Mittelwerte der späteren Erholungsphase von weniger Datensätzen als die davorliegenden. Der Verlauf der vier Größen während einer Messung wird hier besonders deutlich. Der Ruhewert der Herzfrequenz zu Beginn der Messung liegt mit ca. 50 Schlägen/min verhältnismäßig hoch, sinkt aber nach der Erholungsphase tiefer auf ca. 38 ab. Auch die $\dot{V}O_2$ - und $\dot{V}CO_2$ -Werte sind für einen Ruhezustand verhältnismäßig hoch. Die Tiere waren offensichtlich durch den Versuchsaufbau mit der Atemmaske beunruhigt. Echte Ruhe-Herzfrequenzen um 20 Schläge/min (Tilling 1986) und Ruhe- CO_2 -Abgabe (vgl. $\dot{V}CO_2$ -Messungen in Kapitel 3: um 12 $\mu l/min$; oder Respirometerversuche in Kapitel 1: um 0,3 $\mu l/min$) wurden nicht erreicht.

Nach Aktivität steigen alle Meßwerte steil an. Zuerst erreichen Herzfrequenz mit 76 Schlägen/min und O_2 -Aufnahme mit 95 $\mu l/min$ nach 2,5 min ihre Maxima, später die CO_2 -Abgabe mit 5,8 $\mu l/min$ und der Wasserverlust mit 120 $\mu g/min$ nach ca. 6 min. Der RQ fällt daher rapide von 0,72 auf 0,52 ab. Der Abfall von Herzfrequenz und O_2 -Aufnahme beginnt kurz nach dem Maximum, die CO_2 -Abgabe und Wasserverlust verbleiben etwa 10 min lang auf einem Plateau und fallen erst später, nach ca. 15 min, allmählich wieder ab. Dabei steigt der RQ über den Ruhewert auf 0,83. Nach ca. 40 bis 50 min werden die Ausgangswerte wieder erreicht. Auffällig ist der starke Anstieg der O_2 -Aufnahme: sie erreicht im Maximum das 1,64-fache der maximalen CO_2 -Abgabe. Die maximale CO_2 -Abgabe stimmt mit den Ergebnissen der früheren Messungen (47 $\mu l/min$; Abb.23) weitgehend überein. Die Halberholungszeit wurde hier wegen der überhöhten Ruhewerte nicht ausgewertet. Die O_2 -Schuld beträgt im Mittel 920 μl , das Gesamt- CO_2 675 μl . Der RQ der Gesamtumsätze an O_2 und CO_2 liegt damit bei 0,73.

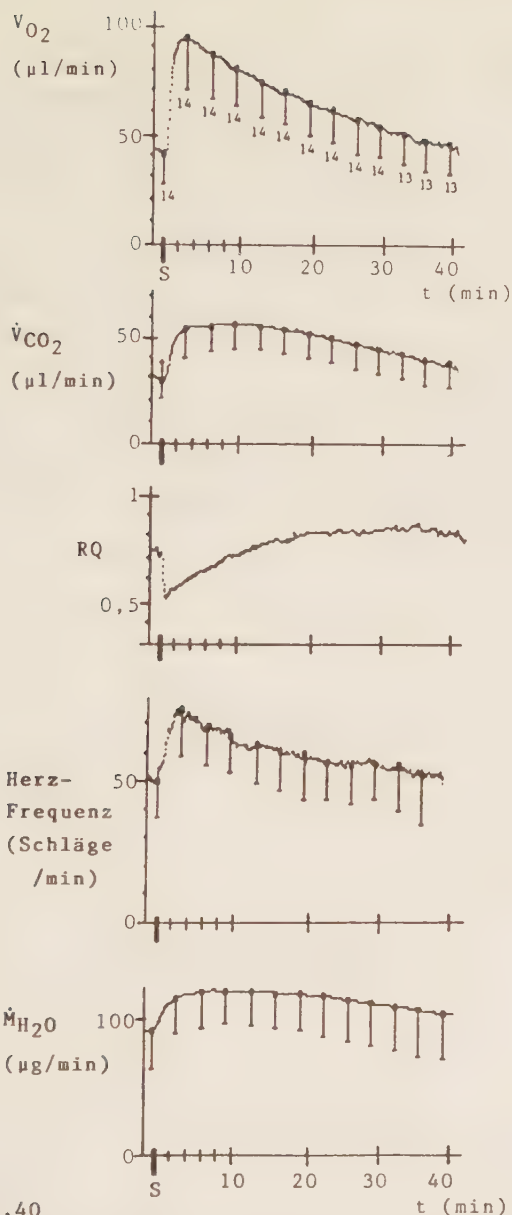


Abb.40

O_2 -Verbrauch, CO_2 -Abgabe, RQ, Herzfrequenz und respiratorischer Wasserverlust von Eurypelma nach 60 sec Stimulation (S). Mittelwerte aller Versuche mit Atemmaske, Standardabweichung und Zahl der Versuche (ATPD).

Vergleichsmessungen an Eurypelma (5 Messungen an 4 Tieren von 10 bis 16 g; Mittelwert 13,4 g) mit der zur Herzfrequenz/CO₂-Abgabemessung verwendeten Versuchskammer (Abb.4) zeigen trotz des größeren Meßfehlers (vgl. Material und Methoden) ein ähnliches Bild (Abb.41): während des Stimulus ein Abfall von $\dot{V}O_2$ und $\dot{V}CO_2$, danach ein steiler Anstieg der Herzfrequenz. Die Atemgaswerte steigen hier wegen der schlechten Zeitauflösung des Systems langsamer; $\dot{V}O_2$ steigt jedoch schneller als $\dot{V}CO_2$ und $\dot{M}H_2O$. $\dot{V}CO_2$ und $\dot{M}H_2O$ verlaufen wieder ähnlich. Der RQ sinkt nach Aktivität, steigt in der frühen und sinkt in der späten Erholungsphase. Die Atemgaswerte erreichen nicht so hohe Maxima wie beim zuletzt beschriebenen Versuch. Zum einen verschleifen die Maxima durch die schlechte Zeitauflösung, und zum anderen konnten die Tiere in der Versuchskammer nicht zu so hoher lokomotorischer Aktivität wie auf der Laufkugel aktiviert werden.

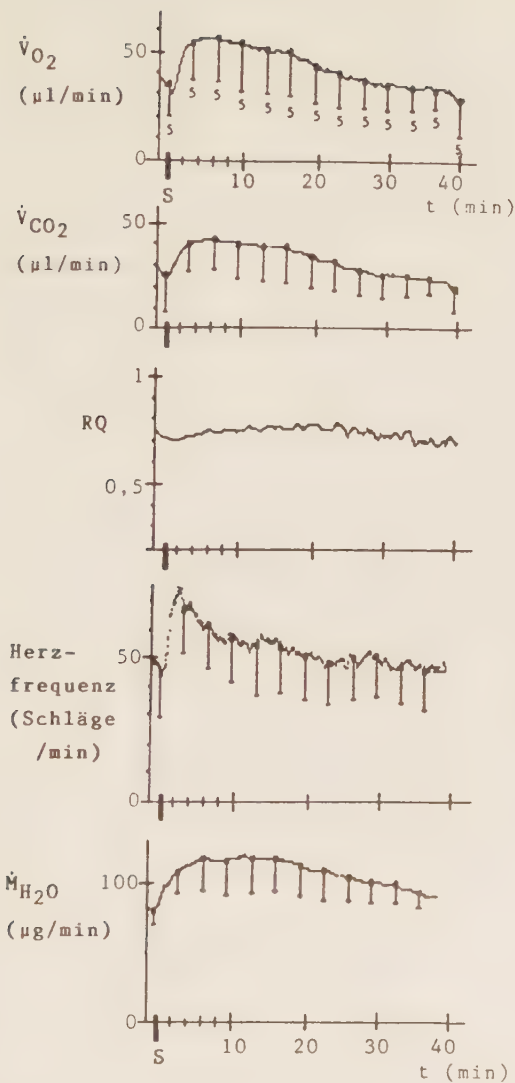


Abb.41

O₂-Verbrauch, CO₂-Abgabe, RQ, Herzfrequenz und Wasserverlust bei Eurypelma nach 60 sec Stimulation (S). Mittelwerte der fünf Versuche mit Versuchskammer nach Abb.4 und Standardabweichung (ATPD).

Die Messungen mit der Versuchskammer nach Abb.2 an Eurypelma (5 Messungen bei 4 Tieren von 16 bis 28 g; Mittelwert 22,2 g) und Pandinus (6 Messungen an 5 Tieren von 14 bis 22 g; Mittelwert 17,3 g) haben zwar eine noch geringere Zeitauflösung und sind relativ ungenau, erlauben aber einen Vergleich zwischen den beiden Arten (Abb.42). Bei beiden Tieren stellten sich mit den Respirometermessungen vergleichbare Ruhewerte ein. Die Tiere konnten sich in der Versuchskammer frei bewegen. Eurypelma verhält sich nach Aktivität ähnlich wie bei den oben beschriebenen Versuchsreihen. Auch wenn der anfängliche Ruhe-RQ wohl nicht stimmt, zeigt doch der langsame RQ-Anstieg während der Erholung über den oben ermittelten Ruhe-RQ von 0,7 auf ca. 0,85, der dann wieder auf etwa 0,7 zurückfällt, einen sehr ähnlichen Verlauf wie oben (Versuche mit Atemmaske, Abb. 40). Die Maxima bei Pandinus liegen erheblich über denen bei Eurypelma (trotz des im Mittel geringeren Körpergewichts etwa das Doppelte), die Erholungszeiten sind deutlich kürzer, entsprechend den $\dot{V}CO_2$ -Messungen (siehe oben). Bemerkenswert ist der verhältnismäßig geringere Anstieg der O_2 -Aufnahme: sie steigt nicht auf das Doppelte, sondern lediglich auf das 1,4-fache des Vergleichswertes von Eurypelma. Der Ruhe-RQ von >1 dürfte hier wie der von ca. 0,5 bei Eurypelma einen Meßfehler darstellen. Auch hier fällt der RQ zu Beginn der Erholungsphase scharf ab, und steigt anschließend im Vergleich zu Eurypelma relativ schnell wieder in Richtung Ruhewert.

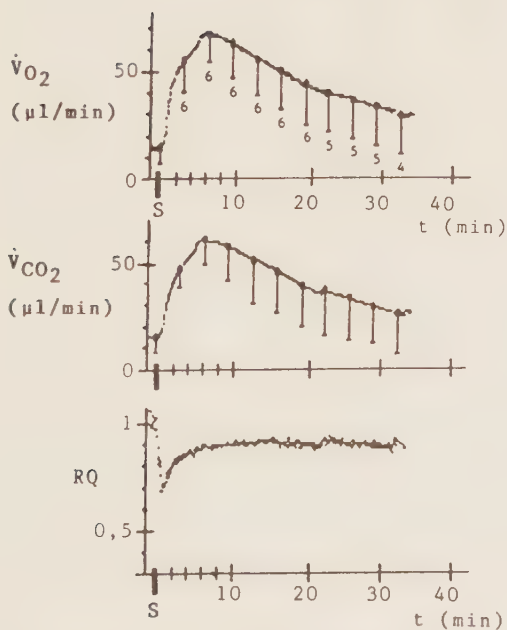
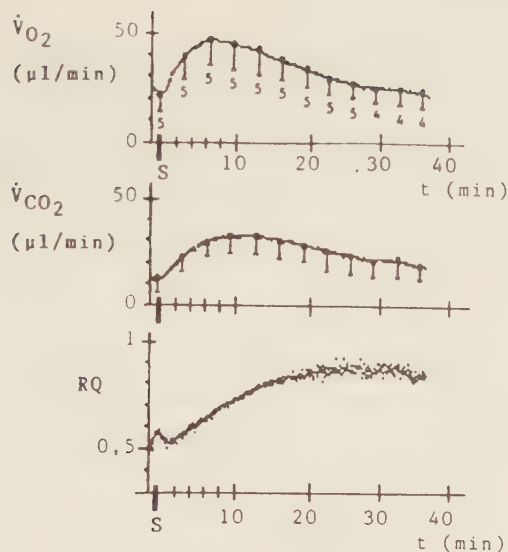


Abb.42

O₂-Verbrauch, CO₂-Abgabe und RQ bei Eurypelma (oben) und Pandinus (unten) nach 60 sec Stimulation (S). Mittelwerte aller Versuche mit Versuchskammer nach Abb.2, Standardabweichung und Zahl der Versuche (ATPD).

Der direkte Vergleich von Herzfrequenz mit dem jeweiligen O_2 -Verbrauch im Verlauf einer Messung bei Eurypelma (Daten nach Abb.40) zeigt einen weitgehend linearen Zusammenhang, ein Vergleich mit der jeweiligen CO_2 -Abgabe dieselbe Hysterese wie in der zuletzt beschriebenen Versuchsreihe (Abb.43). Die Herzfrequenz steigt schneller als die CO_2 -Abgabe und erreicht eher wieder den Ruhewert.

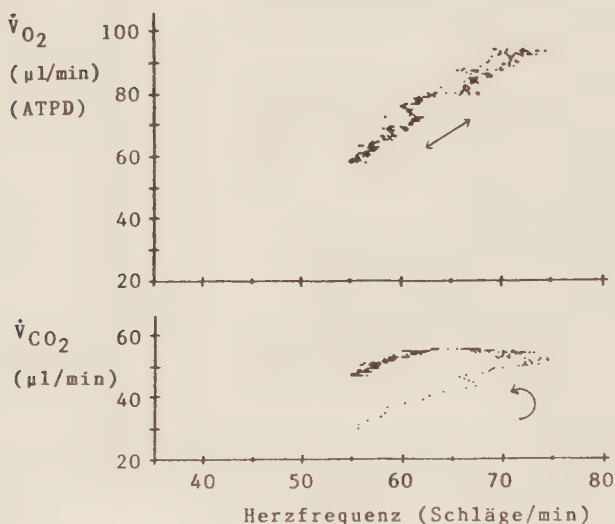


Abb.43

O_2 -Verbrauch bzw. CO_2 -Abgabe und Herzfrequenz bei Eurypelma bei Aktivität und der Erholungsphase (messungen mit Atemmaske, gleiche Mittelwerte wie Abb.40). Die Ruhewerte befinden sich im Diagramm links unten, der Pfeil gibt den Zeitverlauf des Meßzyklus an.

7. Stigmenweite, CO₂-Abgabe und Herzfrequenz

Es gibt bisher nur Vermutungen, welche Rolle das Stigma mit seinem veränderlichen Querschnitt beim Gasaustausch spielt. Wenn das Stigma einen Diffusionsregler darstellt, muß nach dem Fick'schen Diffusionsgesetz zwischen der diffundierenden Gasmenge und dem Querschnitt ein lineares Verhältnis bestehen, solange die anderen beteiligten Größen (Partialdruckdifferenz, Distanz) konstant sind. Zur Regelung des Säure-Basen-Haushalts muß die CO₂-Partialdruckdifferenz zwischen Hämolymphe und Umgebung möglichst konstant gehalten werden. Wenn CO₂ die wichtigste Regelgröße für die äußere Atmung darstellt, müßte sich dies in einem bestimmten Verhältnis zwischen dem Öffnungsquerschnitt eines Stigmas (Stigmenweite) und CO₂-Abgaberate äußern. Die folgenden Versuche beschreiben den Zusammenhang zwischen Stigmenweite und dem dabei abgegebenen CO₂ an den hinteren Buchlungen von Eurypelma. Zum Vergleich wurden die Buchlungen von Pandinus (alle 4 Buchlungenpaare) und Cupiennius untersucht. Die Tiere wurden 60 sec zur Bewegung stimuliert. Bei Eurypelma wurde außerdem gleichzeitig die Herzfrequenz gemessen (Versuchsaufbau Abb.6 bis 8).

Nach Aktivität öffneten alle Tiere die Stigmen von minimaler zu maximaler Weite gleichmäßig über die ganze Länge. Dabei bewegte sich nur der hintere Stigmenrand. Bei den Spinnen verlief die Erweiterung des Atriums individuell unterschiedlich. Einige Spinnen zogen die Atriumrückwand über die ganze Stigmenlänge gleichmäßig zurück (dies war bei Pandinus immer der Fall). Das Atrium öffnete sich bei den meisten Spinnen zunächst am lateralen Stigmenende, und erst bei maximaler Öffnung über die ganze Stigmenlänge (Abb.44). Die Meßmethode ist an diese besondere Öffnungsweise angepaßt und mißt nur den jeweils geöffneten Teil des Atriums (siehe Material und Methoden).

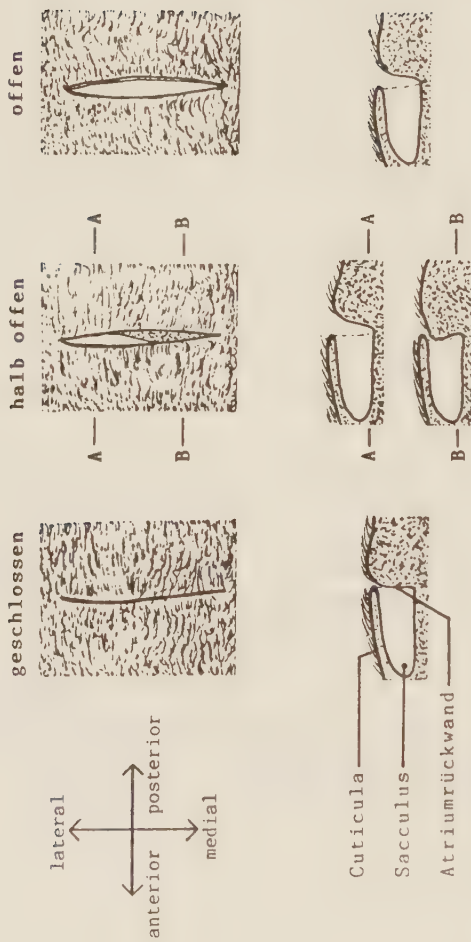


Abb. 44

Öffnungsvorgang eines Stigmas bei Eurypelma und Cupiennius.

Oben die Ansicht von außen, unten schematische Querschnitte. Der jeweils geöffnete Teil ist hell gezeichnet (er wirkt bei Schrägbeleuchtung als Lichtfalle und ist gegenüber der hellen Atriumrückwand und der enthaarten, weiß gefärbten Umgebung dunkel).

Die Abbildungen 45 und 46 zeigen Originalprotokolle von Messungen an Eurypelma. Die Herzfrequenz steigt nach Stimulation sehr steil an und erreicht das Maximum 86 (Abb.45) bzw. 40 sec (Abb.46) nach Ende der Stimulation. Schon in der frühen Erholungszeit treten in Abb.46 stärkere, in Abb.45 geringere Schwankungen auf. Der Gesamtverlauf entspricht den Ergebnissen früherer Messungen. Die Stigmenweite und CO₂-Abgabe ändern sich im Verlauf der Meßzyklen weitgehend parallel: beide Größen erreichen nach Aktivität nur langsam ihre Maxima (ca. 8 min in Abb.45, wobei die Anstiegssteilheit für die Stigmenweite etwas höher ist als für die CO₂-Abgabe, ca. 3 min in Abb.46) und bilden dort ein länger anhaltendes Plateau, um dann erst allmählich wieder auf die Ruhewerte abzusinken. In Abb.45 ist dies für die Stigmenweite ausgeprägter als für die CO₂-Abgabe. Während der Maxima treten auch hier keine Schwankungen auf. Die in der späteren Erholungsphase auftretenden, mehrere Minuten dauernden Einbrüche der Stigmenweite verlaufen bei beiden Tieren vollständig synchron mit der CO₂-Abgabe, sind jedoch bei der Herzfrequenz im Gegensatz zu den vorigen Versuchen kaum sichtbar. Dies kann zum einen daran liegen, daß hier die Stigmenweite und CO₂-Abgabe nur bei einer Buchlung gemessen wurde und dabei die Schwankungen der Herzfrequenz mit der CO₂-Abgabe nicht so gut korrelieren wie bei der CO₂-Abgabe des ganzen Tieres, zum anderen gab es auch Messungen, bei denen parallele Schwankungen beider Größen auftraten. Das Signal der Herzfrequenz war bei diesen Messungen häufig durch "Doppelpulse" (siehe Material und Methoden) gestört, sodaß der dem Frequenz-Spannungswandler vorgeschaltete Tiefpaß bei einigen Messungen verstärkt werden mußte, um die "Doppelpulse" zu verschleifen. Die Schwankungen der Herzfrequenz wurden dabei eventuell ebenfalls gedämpft. Am ungefilterten Signal - dargestellt am parallel geschalteten Oszillografen - konnten Schwankungen der Herzfrequenz beobachtet werden, die denen der CO₂-Abgabe weitgehend entsprachen.

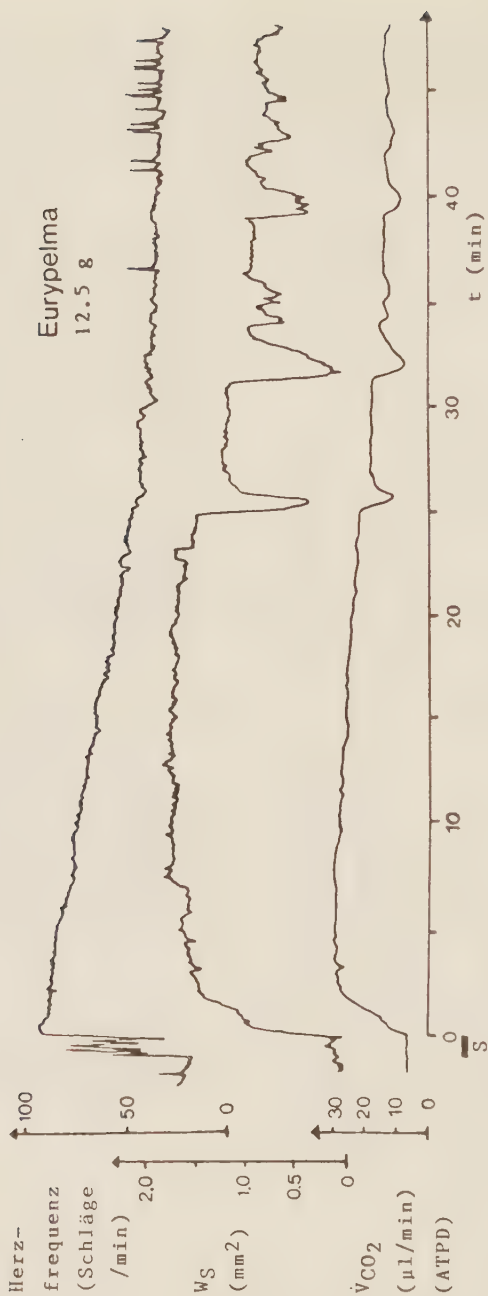


Abb. 45

Stigmenweite, CO_2 -Abgabe und Herzfrequenz bei einer Eurypelma (12,5 g) nach 60 sec Stimulation (S). Die Herzfrequenzmessung während des Stimulus und in der späten Erholungsphase ist teilweise gestört.

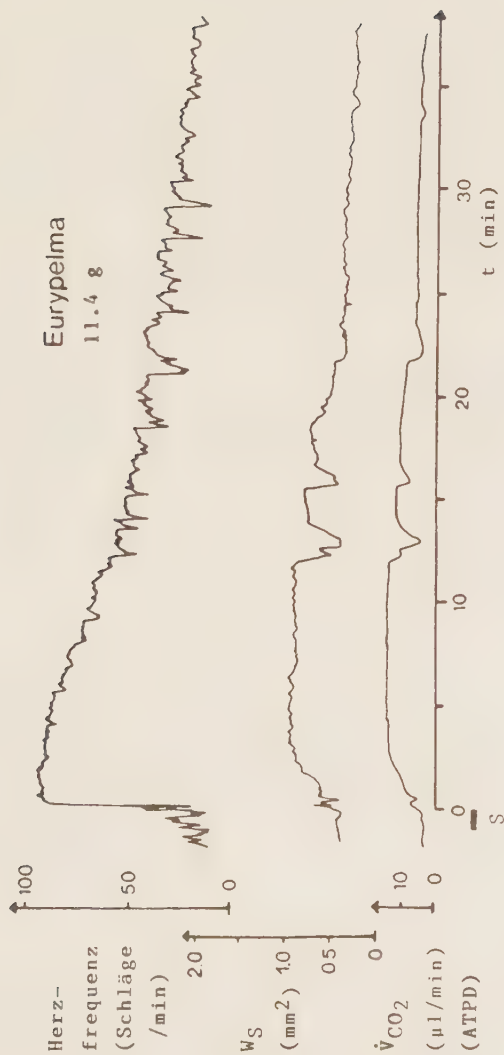


Abb. 46

Stigmenweite, CO₂-Abgabe und Herzfrequenz bei einer Eurypelma (11,4 g) nach 60 sec Stimulation (S). Die Herzfrequenzmessung ist während des Stimulus gestört.

Ähnliche Beziehungen zwischen Stigmenweite und CO₂-Abgabe bestehen bei Pandinus und Cupiennius (Abb.47). Den Änderungen der Stigmenweite folgt stets eine synchrone Veränderung der CO₂-Abgabe. Auch bei Pandinus erreichen Stigmenweite und CO₂-Abgabe die Maxima erst einige Minuten nach Beendigung der Aktivität. Wie bei Eurypelma (Abb.45) ist die Anstiegssteilheit der Stigmenweite höher als bei der CO₂-Abgabe. Die Stigmenweite bildet hier ein länger anhaltendes Plateau maximaler Öffnung, um dann langsam wieder zurückzugehen. Bei der CO₂-Abgabe wird kein Plateau ausgebildet. Die Ruhewerte werden von Pandinus ungefähr in der halben Zeit erreicht wie bei Eurypelma. Auch hier konnten wie bei Cupiennius keine ventilationsartigen Bewegungen des Stigmas mit erhöhter CO₂-Abgabe festgestellt werden.

Ventilationsartige, schnellere Bewegungen des Stigmas mit erhöhter CO₂-Abgabe konnten in keinem Fall beobachtet werden. Die Buchlungen werden, wie schon früher gezeigt wurde (Paul et al. 1987), nicht ventiliert. Das Stigma wirkt wegen der weitgehend linearen Beziehung zwischen Stigmenweite und CO₂-Abgabe als Diffusionsregler. Dies ist ein weiterer Beweis dafür, daß die Buchlungen vorwiegend als Diffusionslungen zu betrachten sind.

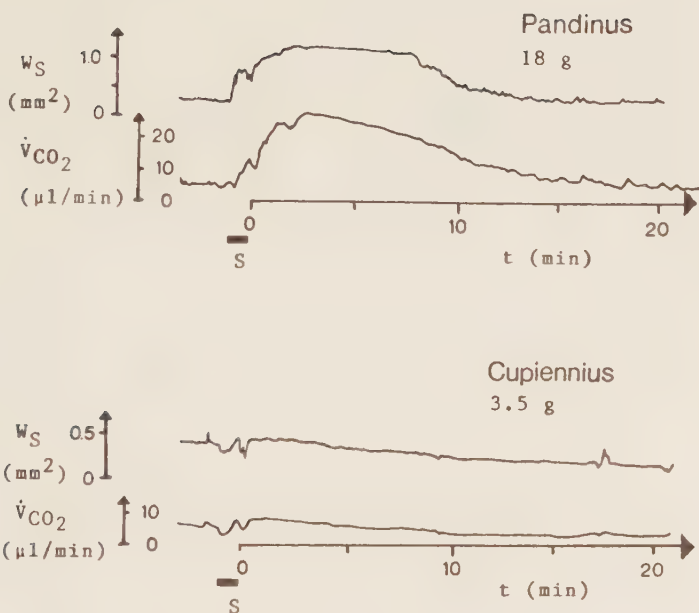


Abb.47

Stigmenweite und CO_2 -Abgabe bei einem *Pandinus* (18 g, oben) und einer *Cupiennius* (3,5 g, unten) nach 60 sec Stimulation (s). Bei *Cupiennius* ist der Ruhewert vor der Stimulation zwar stark erhöht, dennoch zeigt sich hier die Parallelität beider Meßgrößen.

Abb.48 zeigt 6 Einzelversuche (jeweils 1-2 Meßzyklen) bei Eurypelma, Pandinus, und Cupiennius. Bei Eurypelma ergab sich ein leicht sigmoider Kurvenverlauf (A, dieselbe Messung wie Abb.45; B, dieselbe Messung wie Abb.46), der aber nicht bei allen Individuen auftrat (C). Auch bei Pandinus (D, dieselbe Messung wie Abb.47) ist an diesem Beispiel ein leicht sigmoider Kurvenverlauf neben einer leichten Hysterese (Stigmenweite steigt etwas schneller als CO₂-Abgabe) zu erkennen. Bei Cupiennius (E, dieselbe Messung wie Abb.47) stehen Stigmenweite und CO₂-Abgabe in weitgehend linearem Verhältnis (der Meßfehler ist jedoch wegen der geringen Körpergröße höher als bei Eurypelma oder Pandinus).

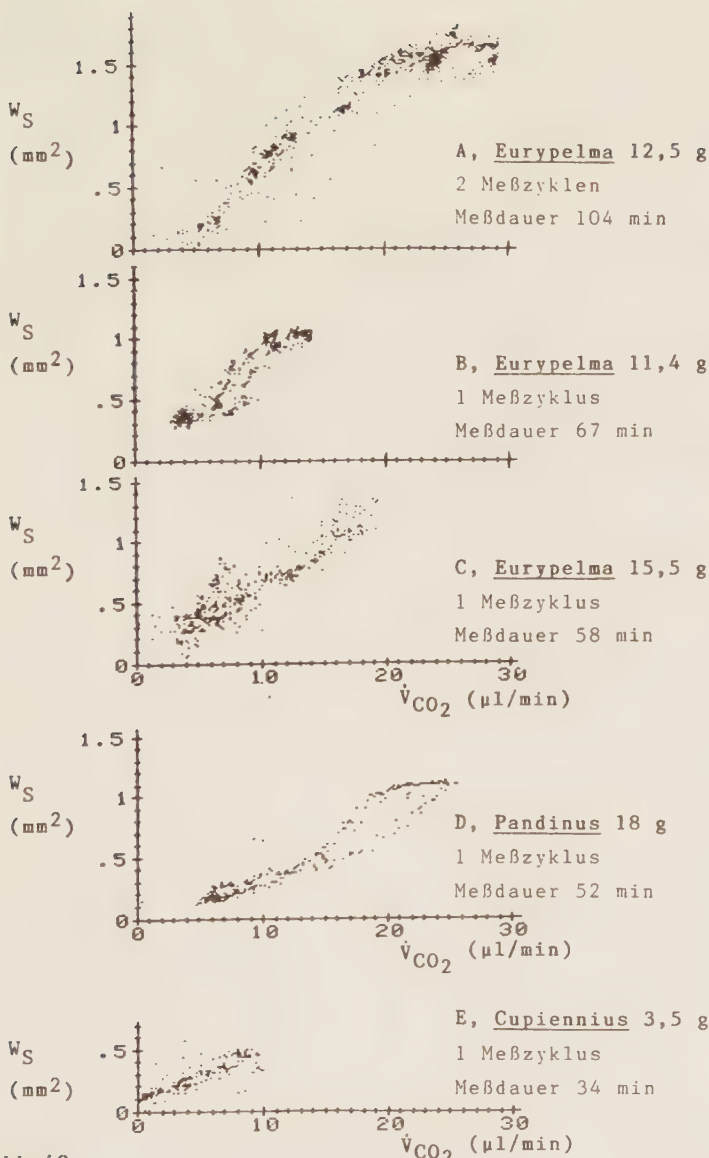


Abb.48

Vergleich von Stigmenweite und CO_2 -Abgabe im Verlauf eines oder zweier Meßzyklen (60 sec Stimulation) bei Eurypelma, Pandinus und Cupiennius. Jeder Punkt entspricht einem alle 8 sec abgelesenen Meßwert (Einzelbeispiele). (ATPD).

In Abb.49 sind alle gleichzeitigen Messungen von Stigmenweite und CO₂-Abgabe bei den drei untersuchten Arten zusammen eingetragen: Eurypelma mit 11 Meßzyklen an 7 Tieren von 7 bis 25,8 g (linke hintere Lunge; Gesamtmeßdauer 10,03 h), Pandinus mit 5 Meßzyklen an 3 Tieren von 15,5 bis 18 g (einzelne Lungen des 1. bis 4. Lungenpaares, Gesamtmeßdauer 2,68 h) und Cupiennius mit 3 Meßzyklen an 3 Tieren von 2,3 bis 3,5 g (Gesamtmeßdauer 1,4 h). Die Regressionsgeraden von Eurypelma ($W_s = \dot{V}CO_2 \cdot 0,052 + 0,12$; $r = 0,95$; $s = 0,14$), Pandinus ($W_s = \dot{V}CO_2 \cdot 0,037 + 0,15$; $r = 0,97$; $s = 0,06$) als auch Cupiennius ($W_s = \dot{V}CO_2 \cdot 0,051 + 0,026$; $r = 0,95$; $s = 0,06$) sind alle hochsignifikant. Innerhalb einer Art ist das Verhältnis von CO₂-Abgabe zu Stigmenweite trotz sehr verschiedener Körpergewichte (Eurypelma 8,7 bis 25,8 g) immer annähernd konstant. Bei Pandinus ist das Verhältnis an allen Lungen ungefähr gleich. Beim Vergleich der drei Arten untereinander sind die Verhältnisse der beiden Größen ähnlich, aber nicht gleich. Die erreichten absoluten Maxima der CO₂-Abgabe liegen bei Eurypelma mit ca. 35 µl/min pro Lunge bei ca. 1/1,9 des in Kapitel 3 (CO₂-Abgabe des ganzen Tieres) beschriebenen Wertes von ca. 65 µl/min (Abb.23; 60 sec Stimulationsdauer). Entsprechendes gilt auch für Pandinus mit 30 µl/min pro Lunge, die bei 1/5 des in Kapitel 3 beschriebenen Wertes von ca. 150 µl/min (ebenfalls Abb.23) liegen. Das entspricht nicht der Zahl der Buchlungen und dem erwarteten Verhältnis von 1/4 bei Eurypelma und 1/8 bei Pandinus. Die Ergebnisse beim ganzen Tier (Kapitel 3) wurden aber mit sehr viel mehr Einzelversuchen an durch die Versuchsbedingungen weitgehend ungestörten Tieren ermittelt als in der hier beschriebenen Versuchsreihe. Vergleicht man die hier erreichten Werte mit den am ganzen Tier erreichten Maximalwerten (Eurypelma ca. 106, Pandinus ca. 200 µl/min, vgl. Abb.25), ergibt sich immerhin ein Verhältnis von 1/3 bei Eurypelma und 1/6,7 bei Pandinus. Eine auf 1/5 verringerte Absaugrate änderte die CO₂-Abgabe nicht (vgl. Material und Methoden). Um z.B. 15 µl CO₂/min abzugeben, öffnet Eurypelma ein Stigma auf 0,9 mm², Pandinus auf 0,71 mm² und Cupiennius auf 0,79 mm².

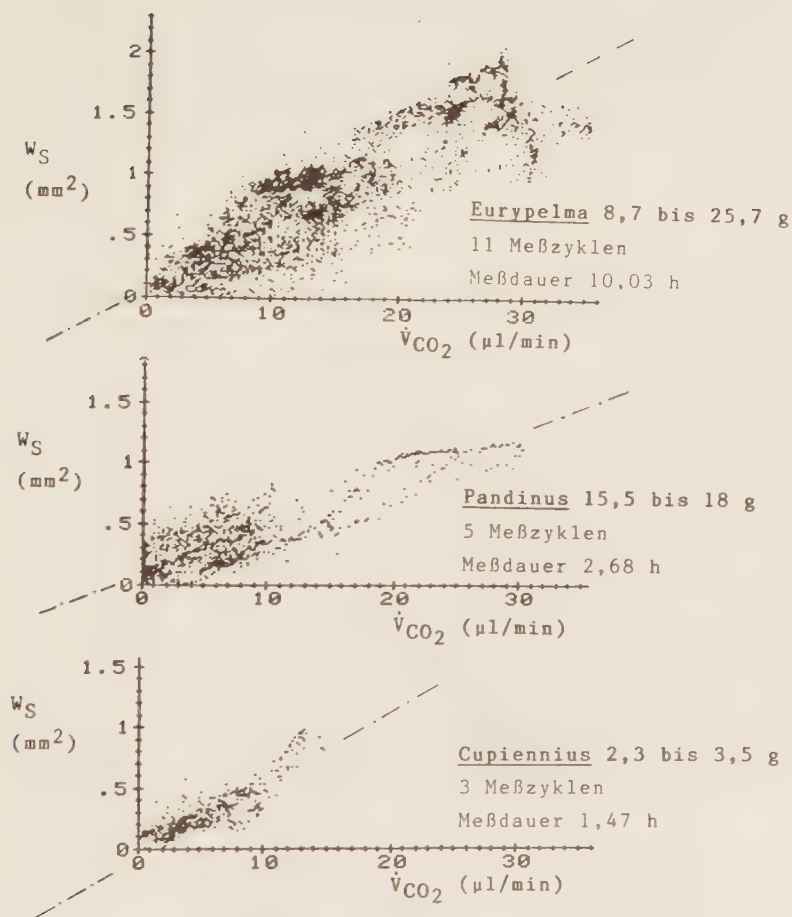


Abb. 49

Stigmenweite und CO₂-Abgabe aller durchgeführten Messungen an Eurypelma (oben), Pandinus (Mitte) und Cupiennius (unten) mit Regressionsgeraden (näheres siehe Text) im Verlauf von Meßzyklen mit 60 sec Stimulation. (ATPD)

Der Vergleich zwischen Herzfrequenz und CO_2 -Abgabe eines Stigmas bei Eurypelma im Verlauf eines Meßzyklus (Abb.50 oben, entsprechend Abb.45 und 48a) zeigt, daß nach Aktivität die Herzfrequenz schneller als die CO_2 -Abgabe steigt und in der Erholungsphase eher wieder auf den Ruhewert zurückkehrt. Es ergibt sich - wie in Kapitel 5 (CO_2 -Abgabe und Herzfrequenz) - eine Hysterese. Die parallele Messung der Herzfrequenz gelang bei 6 der

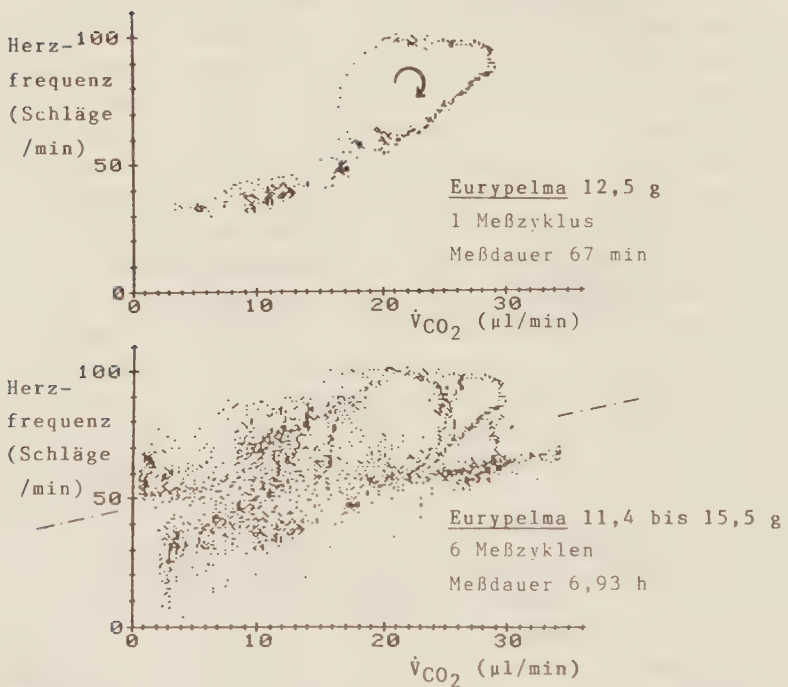


Abb.50

CO_2 -Abgabe einer Buchlung und Herzfrequenz bei Eurypelma während Meßzyklen mit 60 sec Stimulation. Oben eine Einzelmessung an einem 12,5 g schweren Tier, unten alle durchgeführten Messungen mit Regressionsgerade. Der Pfeil gibt den zeitlichen Verlauf eines Meßzyklus an. (ATPD)

oben beschriebenen 11 Messungen bei 5 Eurypelma mit einer Gesamtmeßdauer von 6,93 h. In Abb.50 (unten) sind alle Meßwerte zusammen mit einer Regressionsgerade ($F_{\text{H}} = \dot{V}\text{CO}_2 \cdot 0,918 + 48,6$) eingetragen. Die Regressionsgerade ist jedoch nur mäßig gesichert ($s = 7,7$; $r = 0,73$). Zwischen der CO_2 -Abgabe eines Stigmas und der Herzfrequenz besteht also kein so enger Zusammenhang wie zur Stigmenweite. Die höchsten erreichten Herzfrequenzen stimmen mit den Ergebnissen der in Kapitel 5 beschriebenen Versuche weitgehend überein.

8. Beeinflussung der Stigmenweite durch Modulation der Atemgaszusammensetzung

Stimuliert man Eurypelma zu lokomotorischer Aktivität, fällt der PO_2 der Hämolymphe, und der PCO_2 steigt als Folge des pH-Abfalls (Angersbach 1978). Die bisher beschriebenen Versuche zeigen, daß mit Hilfe erhöhter Perfusion der Lungen (Herzfrequenz) und vergrößerter Stigmenweite dabei verstärkt O_2 aufgenommen und CO_2 abgegeben wird. Verändert man umgekehrt beim ruhenden Tier den PO_2 und PCO_2 der Atemluft (und damit wohl auch der Hämolymphe) und mißt dabei Stigmenweite und Herzfrequenz, kann dies weitere Hinweise auf die Funktion der Atmungsregelung geben. Der Zusammenhang zwischen Stigmenweite, Herzfrequenz und erhöhtem CO_2 -Gehalt oder vermindertem O_2 -Gehalt der Atemluft wurde bei Eurypelma sowohl mit stufenförmig (Periodenlänge 5 min) als auch sinusförmig verändertem O_2/CO_2 -Gehalt untersucht.

1. Stufenförmige Veränderungen der Atemgaszusammensetzung

Die Stigmen öffnen sich mit steigendem CO_2 -Gehalt der Atemluft. Alle drei untersuchten Tiere (Gewicht 13,5 bis 16,3 g) verhielten sich ähnlich (Abb.51): unterhalb von 4 bis 5 Torr CO_2 bleiben die Stigmen weitgehend geschlossen. Die verbleibende Öffnung zur Ruheatmung kann mit der hier verwendeten Methode nicht mehr erfaßt werden. Oberhalb 4 bis 5 Torr öffnen sich die Stigmen mit steigendem CO_2 -Gehalt bis etwa 25 Torr. Ab dieser Grenze sind die Stigmen stets maximal geöffnet. In Abb.51 ist "nach Augenmaß" zur Verdeutlichung des Zusammenhangs die sigmoide Kurve A eingezeichnet (2 Tiere). Bei gleichzeitiger konstanter Verminderung des O_2 -Gehalts der Atemluft (von 151 auf 61 oder 36 Torr) steigt der jeweilige Öffnungsgrad der Stigmen. Die exponentiellen Regressionen B ($\text{PO}_2 = 61$ Torr; 2 Tiere; $r = 0,92$; $s = 0,12$) und C ($\text{PO}_2 = 36$ Torr; 2 Tiere; $r = 0,96$; $s = 0,05$) verdeutlichen die Zusammenhänge.

Wird bei Abwesenheit von CO_2 der O_2 -Gehalt der Atemluft verringert, öffnen sich die Stigmen mit sinkendem O_2 -Gehalt. Bei einem O_2 -Partialdruck von 151 Torr sind sie (bis auf die geringe Öffnung zur Ruheatmung) geschlossen, bei 0 Torr vollständig geöffnet. In Abb.52 ist der enge Zusammenhang beider Größen mit exponentieller Regression (Kurve A; 3 Tiere; $r = 0,92$; $s = 0,13$) verdeutlicht. Ein zusätzlicher konstanter CO_2 -Gehalt von 7,2 Torr verstärkt die Antwort des Stigmas (1 Tier; exponentielle Regression B). In Abb.53 sind die Kennlinien der Stigmenöffnung bei CO_2 -Zugabe und O_2 -Defizit der Atemluft mit gleicher Skalierung zusammengefaßt.

Da während der Versuche nur die beiden Stigmen einer Seite mit der veränderten Atemluft überlagert wurden (das hintere Stigma wurde vermessen und das davorliegende Stigma über die Ringdüse ebenfalls mit der veränderten Luft überlagert), konnten die Tiere mit den Buchlungen der anderen Seite normal atmen und den dabei vermutlich ebenfalls veränderten PO_2 und PCO_2 der Hämolymphe wenigstens teilweise normalisieren.

Die Herzfrequenz wurde durch den veränderten O_2/CO_2 -Gehalt der Atemluft nicht beeinflusst und änderte sich bei keinem dieser Versuche.

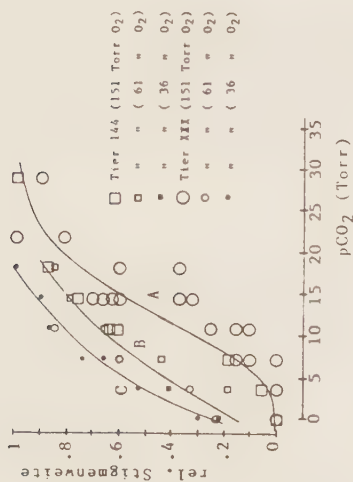


Abb. 51

Relative Stigmenweite (0 = fast geschlossen, 1 = geöffnet) bei stufenförmig verändertem CO₂-Gehalt der Atemluft. A bei 151 Torr O₂, B bei 61 Torr O₂ und C bei 36 Torr O₂.

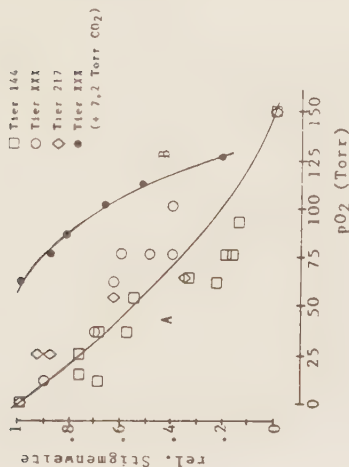


Abb. 52

Relative Stigmenweite bei stufenförmig verändertem O₂-Gehalt der Atemluft. A bei 0 Torr CO₂, B bei 7,2 Torr CO₂.

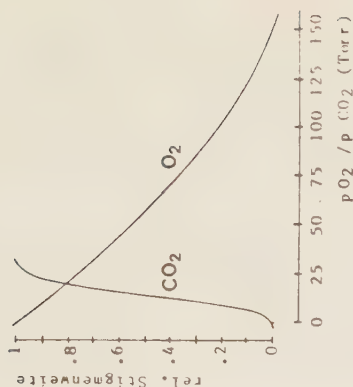


Abb. 53

Relative Stigmenweite bei stufenförmig verändertem O₂-Gehalt (0 Torr CO₂) und CO₂-Gehalt (151 Torr O₂) der Atemluft.

2. sinusförmige Veränderungen der Atemgaszusammensetzung

Da vor allem die Reaktionszeiten der Antwort der Stigmenweite auf veränderte Atemgaszusammensetzung an Stufensignalen schlecht abzulesen sind, wurde der CO_2 - oder O_2 -Gehalt der Atemluft sinusförmig mit Periodenlängen von 1,75, 2,5, 5 oder 10 min moduliert. Die Amplituden der CO_2 -Modulation betrugen 0 bis 18 oder 0 bis 36 Torr (23 Versuche), die der O_2 -Modulationen 151 bis 75 oder 151 bis 0, oder 112 bis 37 Torr (9 Versuche). Diese Versuche wurden an denselben drei Individuen wie oben durchgeführt.

Abb.54 zeigt Beispiele von Einzelversuchen. Wird der O_2 -Gehalt der Atemluft moduliert (oben, Periodenlänge 2,5 min), folgt die Änderung der Stigmenweite synchron und ohne Latenz. Der eingezeichnete PO_2 der Atemluft wurde nicht gemessen, sondern entsprechend den CO_2 -Modulationsmustern nachgezeichnet (jeweils 8 Schaltstufen pro Periode und gleiche relative Amplituden von Stufe zu Stufe; die Zeitverzögerung des Systems wurde entsprechend der CO_2 -Modulation berücksichtigt; siehe Material und Methoden). Die Amplitude der Stigmenweite ist bei einer Modulation mit PO_2 -Minima von 37 Torr größer (vollständige Öffnung) als bei PO_2 -Minima von 75 Torr (etwa halbe Öffnung). Bei PO_2 -Maxima von 112 Torr schließt sich hier das Stigma bereits vollständig. Ist das Stigma weiter geöffnet, wird auch mehr CO_2 abgegeben (das Stigma kontrolliert die CO_2 -Abgabe!).

Wird der CO_2 -Gehalt des Atemgases moduliert (Mitte, Periodenlänge 2,5 min und unten, Periodenlänge 5 min), folgt die Änderung der Stigmenweite mit einer Latenz von etwa 40 sec (Mitte) bzw. etwa 50 sec (unten). Bei PCO_2 -Maxima von 18 Torr öffnet das Stigma nicht vollständig (Mitte), bei PCO_2 -Maxima von 36 Torr vollständig (unten).

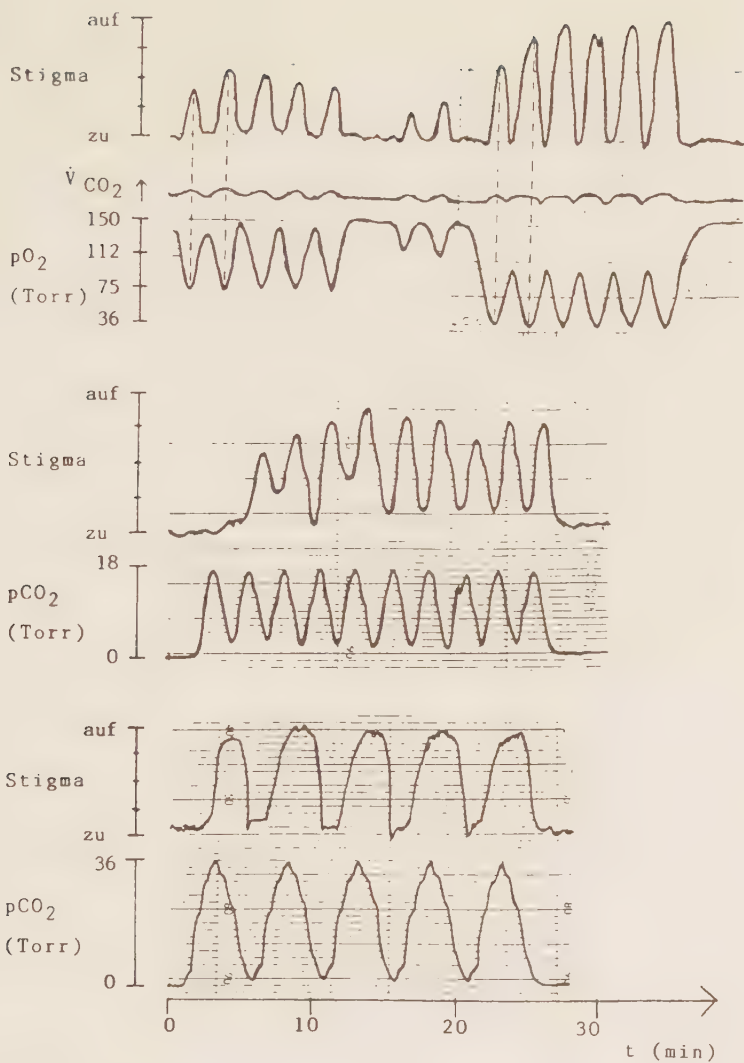


Abb. 54

Stigmenweite bei sinusförmig moduliertem O_2 -Gehalt (oben, Periodenlänge 2,5 min) und CO_2 -Gehalt (Mitte, Periodendauer 2,5 min und unten, Periodendauer 5 min) der Atemluft bei jeweils verschiedenen Amplituden (Einzelmessungen).

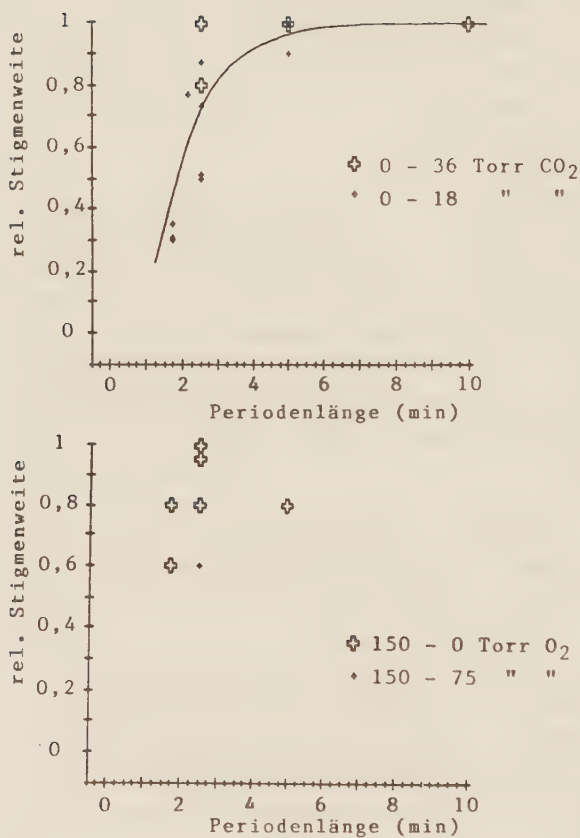


Abb.55

Relative Stigmenweite bei sinusförmig moduliertem CO₂-Gehalt (oben) und O₂-Gehalt (unten) der Atemluft. Verschiedene Amplituden und Periodenlängen.

Die Amplitude der Stigmenweite ist abhängig von der Periodendauer der Modulation. Bei kürzerer Dauer - unter etwa 2,5 min - wird bei der Modulation des CO_2 -Gehaltes die Stigmenantwort gedämpft (Abb. 55 oben). Die eingezeichnete Kurve verdeutlicht den Zusammenhang. Bei höherer Modulationsamplitude ($\text{PCO}_2 = 0$ bis 36 Torr) ist die Dämpfung nicht so hoch wie bei geringerer Modulationsamplitude ($\text{PCO}_2 = 0$ bis 18 Torr). Bei der Modulation des O_2 -Gehaltes konnte bei diesen Periodenlängen keine so starke Dämpfung ermittelt werden (Abb.55 unten). Es wurden allerdings zuwenig Versuche durchgeführt, um die genaueren Dämpfungscharakteristika zu ermitteln. Die Latenz der maximalen Stigmenweite gegenüber den CO_2 -Maxima der Atemluft ist abhängig von der Periodenlänge (Abb.56). Sie liegt bei einer Periodenlänge von 2,5 min bei etwa 35 sec und bei einer Periodenlänge von 5 min bei etwa 60 sec. Ein Zusammenhang mit der jeweiligen Modulationsamplitude ist nicht zu erkennen. Bei der Modulation des O_2 -Gehaltes konnte keine Latenz festgestellt werden.

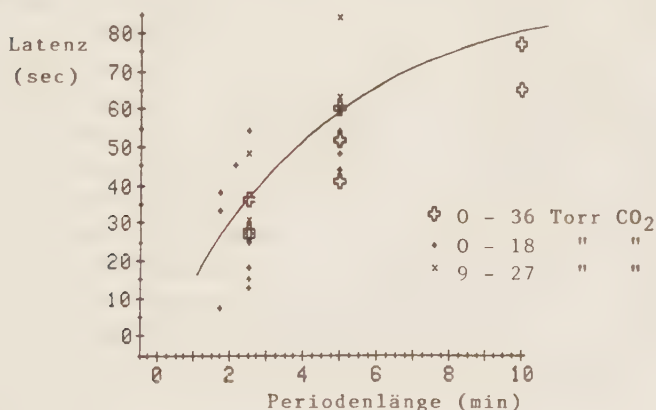


Abb.56

Latenz der Maxima der Stigmenöffnung gegenüber den Maxima des sinusförmig modulierten CO_2 -Gehaltes der Atemluft bei verschiedener Periodenlänge (1,75, 2,5, 5 und 10 min) und Amplitude (0-18, 0-36, 9-27 Torr CO_2).

Diskussion

O₂-Verbrauch in Ruhe, RQ und Q₁₀

Der im Vergleich zu anderen Poikilothermen (Hemmingsen 1960) besonders niedrige O₂-Verbrauch von Spinnen wurde bereits von mehreren Autoren hervorgehoben. So liegt nach Anderson und Prestwich (1982) der durchschnittliche O₂-Verbrauch kleiner Spinnen (Körpergewicht 22 bis 3900 mg; 20°C) etwa bei der Hälfte des Erwartungswertes nach Hemmingsen (1960). Greenstone und Bennett (1980) ermittelten bei 22°C noch um ca. 1/3 geringere Werte. Der O₂-Verbrauch von Vogelspinnen wurde bereits von Anderson (1970), Seymour und Vinegar (1973), Greenstone (1980), Herreld (1983) sowie Anderson und Prestwich (1985) bei verschiedenen Arten an jeweils 2 bis 7 Individuen gemessen. Auch hier liegt der O₂-Verbrauch bei Temperaturen zwischen 20 und 24°C weit unter dem Durchschnittswert für Poikilotherme bei 20°C (Abb.15).

Für Skorplone gibt es bisher nur sehr wenige Daten. Hadley und Hill (1969) bestimmten den O₂-Verbrauch des etwa 0,3 g schweren Skorpions Centuroides sculpturatus mit ca. 150 µlO₂/g·h bei 30°C und den Q₁₀ von 20 auf 30°C mit 1,96. Der O₂-Verbrauch unterlag während konstanter Dunkelheit keinen Schwankungen. Dies trifft auch für Pandinus und Eurypelma zu, sieht man von den bei einigen Tieren auftretenden kurzen Aktivitätsphasen ab. Für große Skorplone wie Pandinus sind keine zuverlässigen Daten zum O₂-Verbrauch in Ruhe bekannt (Hadley und Hill 1969).

Der für Eurypelma und Pandinus ermittelte minimale O₂-Verbrauch - er unterscheidet sich bei beiden Arten nur wenig - liegt bei 20°C unter den Werten für andere Vogelspinnen und bei ca. 1/6 des O₂-Verbrauchs anderer Poikilothermer (Hemmingsen 1960). Die hier ausgewerteten Daten stellen den jeweils geringsten O₂-Verbrauch über mindestens 5 h Dauer im Laufe einer 1 bis 2-tägigen Gesamtmeßzeit dar. Diese Auswertungsmethode ist nur bei der hier angewendeten kontinuierlichen Messung möglich. Der Q₁₀ zwischen 20 und 30°C ist bei beiden Tieren etwa 3,0. Er liegt damit höher als der von Seymour und Vinegar (1973) für Aphonopelma gefundene Q₁₀ von 2,3 und als die von Humphreys (1977) für die Wolfsspinne

Geolycosa geodeffroyi (Körpergewicht 10 bis 1000 mg) ermittelten Werte von 1,41 bis 1,61 (steigend mit dem Körpergewicht). Humphreys (1977) fand bei dieser Art außerdem keine geschlechtsspezifischen Unterschiede im O₂-Verbrauch. Soweit sich dies aus den wenigen Daten für Eurypelma-Männchen entnehmen läßt (Abb.13), trifft dies auch für Eurypelma zu. Auffällig ist bei Eurypelma der gegenüber trockener Luft (30°C) etwa doppelte so hohe O₂-Verbrauch bei erhöhter Luftfeuchte. Dies könnte eine Anpassung an das Leben in Trockengebieten darstellen (siehe unten). Der für Eurypelma bei 30°C gefundene RQ von 0,71 entspricht genau dem theoretischen RQ beim Nahrungssubstrat Fett. Zum einen werden die Tiere häufig mit Insekten gefüttert (großer Fettkörper), und zum anderen besteht auch die Mitteldarmdrüse, die auch als Speicherorgan dient, zu einem beachtlichen Teil aus Fett (R. Paul, persönliche Mitteilung). Das wichtigste Nahrungssubstrat ist daher wahrscheinlich Fett.

Respiratorische Oberflächen

Es gibt zwar zahlreiche Arbeiten über den Bau und die Anatomie der Buchlungen verschiedener Arachniden, jedoch nur wenig quantitative Angaben über respiratorische Oberflächen. Anderson und Prestwich (1982) geben Zahlenwerte für die respiratorischen Oberflächen von 9 kleineren 2- und 4-lüngigen Spinnenarten (47 bis 3100 mg). Die respiratorischen Oberflächen der 2-lüngigen Cupiennius liegen auf der von Anderson & Prestwich angegebenen Gerade ($F_{resp} = 1,00 \cdot (\text{Körpergewicht})^{0,83}$, vgl. Abb.17), die von Eurypelma jedoch weit darüber. Die hier ermittelten Daten im Bereich mittelschwerer Tiere von 11 bis 13 g ergänzen die von Focke (1981) gegebenen Daten.

Bei den Skorpionen wurden bisher nur die Zahl der Sacculi pro Buchlung von Buthus tamulus (Vyas und Laliwala 1976) und Heterometrus fulvipes (Vyas 1974) mit je 140 bis 150 Sacculi bestimmt. Alle 8 Buchlungen eines Tieres haben etwa die gleiche Sacculizahl. Auch der Skorpion Opisthophtalmus capensis besitzt pro Buchlung 130 bis 150 Sacculi (Zoond 1930). In Zoond's Arbeit wurde weiterhin bestätigt, daß der Gasaustausch ausschließlich über die Buchlungen erfolgt. Da auch Pandinus mit 120 bis 160

Sacculi pro Buchlung eine ähnliche Zahl erreicht, kann angenommen werden, daß diese Anzahl charakteristisch für die Buchlungen von Skorpionen ist. Die respiratorische Oberfläche von Pandinus ist über 1,5 mal so groß wie die von Eurypelma (Abb.17). Sowohl bei Eurypelma als auch bei Pandinus steigt die respiratorische Oberfläche linear mit dem Körpergewicht. Weiterhin steigt die respiratorische Oberfläche deutlich mit zunehmender Buchlungenzahl (Cupiennius < Eurypelma < Pandinus).

Bei gleichem Körpergewicht wird eine wesentliche Erhöhung der respiratorischen Oberfläche vor allem durch die Erhöhung der Buchlungenzahl erreicht. Einer Vergrößerung der vorhandenen Buchlungen sind offensichtlich Grenzen gesetzt. Da der in den Sacculi diffundierende Gasstrom exponentiell mit der Distanz abnimmt, wäre eine Verlängerung der Sacculi nicht sinnvoll. Eine Verbreiterung der Sacculi hätte keinen erhöhten Gasaustausch zur Folge, da die Hämolymphe quer zu den Sacculi fließt und sich auf dieser Strecke - entlang der "Sacculibreite" - der Gasaustausch vollzieht. Die Folge einer Verbreiterung der Sacculi wäre lediglich ein erhöhter Strömungswiderstand. Eine Vergrößerung der Sacculushöhe (vgl. Anderson und Prestwich 1982) würde nur zu einer Verschlechterung des Oberflächen-Volumen-Verhältnisses der Buchlung führen, da der Diffusionsstrom nach dem Fick'schen Diffusionsgesetz in linearem Verhältnis zum Querschnitt steht. Eine Erhöhung der Sacculizahl pro Buchlung würde zu sehr langen Stigmata führen, wodurch die Stabilität der Cuticula als Außenskelett beeinträchtigt werden könnte. Daher können möglicherweise die Buchlungen auf Grund ihrer Funktionsweise (Diffusion) bestimmte Proportionen und Dimensionen nicht überschreiten. Dafür spricht auch der ähnliche Bau der Buchlungen der sonst sehr verschieden gebauten Spinnen und Skorpione.

Ruhezustand von Atmung und Kreislauf

Die meisten Versuche wurden bei Raumtemperatur (22 bis 25°C) durchgeführt. Bei diesen Temperaturen dürfte Eurypelma auch unter natürlichen Bedingungen aktiv sein: die in etwa denselben Breiten Nordamerikas lebende Vogelspinne Aphonopelma ist dort bei Temperaturen zwischen 23°C und 31°C aktiv (Seymour und Vinegar 1973). Der Ruhezustand von Atmung und Kreislauf einer 15 g schweren Eurypelma läßt sich charakterisieren durch eine besonders niedrige O₂-Aufnahme von 0,43 ml/h (nach Abb.13) bei einem RQ von 0,71 sowie niedrige O₂-Partialdrücke der Hämolymphe von ca. (venös/arteriell) 16/28 Torr, einer O₂-Konzentration von 3,3/5,9 µl/ml und einem pH von 7,45/7,49 (Angersbach 1978). Die Herzfrequenz beträgt dabei ca. 20 Schläge/min (es wurde hier etwa der gleiche Wert gemessen wie bei Tilling 1986), das Herzminutenvolumen ca. 2,8 ml/min (errechnet nach dem Fick'schen Prinzip), das Herzschlagvolumen ca. 0,13 ml. Die vier Stigmen sind zusammen nur ca. 0,12 mm² weit geöffnet (errechnet nach der Regressionsgerade in Abb.49 für $\dot{V}O_2 = 0,43$ ml/min bei einem RQ von 0,71) und die Atmung verläuft ohne Schwankungen oder gar "CO₂-Bursts" wie bei Insekten (z.B. Punt et al. 1957). Der O₂-Verbrauch von Pandinus ist genauso gering wie der von Eurypelma (Respirometerversuche, Abb.15) und auch die Stigmen sind fast vollständig geschlossen (vgl. Abb.49).

Atmung und Kreislauf während Aktivität

Zu Beginn hoher lokomotorischer Aktivität sinkt bei Eurypelma die CO₂-Abgabe stark ab, wohl als Folge der unterbrochenen Perfusion der Buchlungen durch hohe prosomale Hämolymphdrücke (Tilling 1986). Auch die O₂-Aufnahme ist während Aktivität gestört (Fincke 1985, Paul et al. 1987). Angersbach (1978, Fig.6) beschreibt einen leichten arteriellen PO₂-Abfall bei wiederholter Stimulation. Die Dauer der reduzierten CO₂-Abgabe ist zwar sehr unterschiedlich, steigt jedoch im Mittel nicht mit steigender Stimulationsdauer und liegt im Mittel bei ca. 20 bis 40 sec (Abb.28). Bei Pandinus sinkt die CO₂-Abgabe während Aktivität nie. Bei Skorpionen ist auch kein hydraulisches Bewegungssystem bekannt, das eine Perfusionsunterbrechung bei Lokomotion verursachen könnte.

Herzfrequenz und O₂-Aufnahme nach Aktivität

Nach Ende der maximalen Aktivität steigen Herzfrequenz und O₂-Aufnahme steil an: nach einer Stimulationsdauer von 60 sec erhöht sich die O₂-Aufnahme bei Eurypelma um das 13-fache von ca. 7,3 (Abb.13) auf 95 μ l/min (Abb.40) und die Herzfrequenz um das 3,75-fache auf ca. 75 Schläge pro Minute (vgl. Tiling 1986: ca. 60 ± 15 Schläge/min). Nach Anderson und Prestwich 1982 steigt die Herzfrequenz nach Aktivität bei Atypus abboti auf das 3 bis 4-fache des Ruhewerts. Der Anstieg der O₂-Aufnahme erreicht bei der Vogelspinne Aphonopelma nach Seymour und Vinegar (1973) nur etwa das 4-fache, jedoch liegen hier nur wenige Daten vor, die zudem aus diskontinuierlichen Einzelmessungen stammen. Die Maxima werden 2 bis 3 Minuten nach Ende der Aktivität erreicht (z.B. Abb.35 und 40). Ein sehr hoher Anstieg der O₂-Aufnahme nach Ende der Aktivität wird auch von Paul et al. (1987, Fig.6) beschrieben. Nach Angersbach (1978) betragen nun die O₂-Partialdrücke der Hämolymphe (venös/arteriell) 24,8/74,2 Torr, die O₂-Konzentration 5,6/17,4 μ l/ml und der pH ca. 7,0/7,24. Die arterio-venöse O₂-Konzentrations-Differenz steigt also um das 4,5-fache von 2,6 auf 11,8 μ l O₂/ml. Das nach dem Fick'schen Prinzip errechnete Herzminutenvolumen ist dann 8,05 ml/min, das Herzschlagvolumen 0,11 ml. Dies widerspricht Tiling (1986), der nach Aktivität gegenüber dem Ruhewert eine erhöhte Herzschlagamplitude beschreibt. Die hier angegebenen Herzschlagvolumina sind jedoch nach eigenen Daten sowie Daten nach Angersbach (1978) errechnet, die nicht unter den gleichen Versuchsbedingungen entstanden. Angersbach errechnete seinerseits die O₂-Konzentration der Hämolymphe aus verschiedenen Messungen: O₂-Bindungskurve verdünnten Hämocyanins nach Loewe (unveröffentlicht), Hämocyaninkonzentration nach Loewe und Linzen (1973), O₂-Löslichkeit nach Tabellenwert für 0,23 M KCl, PO₂ nach eigenen Messungen. Unter diesen Umständen kann der vermeintliche (?) Widerspruch zu Tiling (1986) in einer Verkettung verschiedener kleiner Meßfehler begründet sein.

Herzfrequenz und O₂-Aufnahme bleiben nur kurze Zeit auf ihren Maximalwerten und beginnen schnell wieder in Richtung Ruhewert zu sinken (z.B. Abb.35 und 40). Bei Pandinus konnte die Anstiegssteilheit der O₂-Aufnahme und deren Maximum wegen der

schlechten Zeitauflösung des Meßsystems nicht direkt ermittelt werden. Die O₂-Aufnahme stieg jedoch unter gleichen Versuchsbedingungen etwa genauso schnell wie bei Eurypelma (Abb.42). Die erreichten Maxima waren jedoch verschieden: Eurypelma etwa 50 µl/min und Pandinus etwa 68 µl/min, also das 1,36-fache von Eurypelma. Multipliziert man die maximale O₂-Aufnahme von Eurypelma nach Abb.40 (Atemmaske, genauere Messung) mit diesem Faktor, ergibt sich eine maximale O₂-Aufnahme für Pandinus von ca. 130 µl/min, entsprechend dem etwa 18-fachen Ruhewert. Ein Vergleich des Ruhe-O₂-Verbrauchs einer 15 g schweren Eurypelma oder eines Pandinus während eines Tages bei 24°C (ca. 10,3 ml) mit der bei 60 sec maximaler lokomotorischer Aktivität eingegangenen O₂-Schuld von ca. 0,9 ml (nach Abb.22 bei einem RQ von 0,71) zeigt, daß sich bereits bei dieser kurzen Aktivität von 0,07 % der Tagesdauer der Energieverbrauch des Tieres um 8,7 % erhöht. Dies verdeutlicht die Bedeutung der für Spinnen charakteristischen ruhigen Lebensweise (z.B. Foelix 1979), wie dies wohl auch für Skorpione der Fall ist.

CO₂-Abgabe nach Aktivität

Die Maximalwerte der CO₂-Abgabe werden bei Eurypelma und Pandinus (wie auch bei Cupiennius und Lelurus) erst nach Beendigung der maximalen lokomotorischen Aktivität erreicht.

Die Anstiegssteilheit der CO₂-Abgabe - gerechnet ab Stimulationsende - zum Maximum unterliegt zwar großen Varianzen, steigt aber weder bei Spinnen noch bei Skorpionen mit verlängerter Stimulationsdauer (Abb.27). In einigen Versuchsreihen werden die Maxima der CO₂-Abgabe etwa 1 bis 3 min nach Stimulationsende erreicht (Abb.27 und 35), in anderen erst nach 3 bis 10 min (z.B. Abb.40 und 45). Der genaue Zeitpunkt des Maximums läßt sich jedoch oft schwer bestimmen, da das Maximum vor allem bei Eurypelma - im Gegensatz zur Herzfrequenz und O₂-Aufnahme - eher flach und gedämpft verläuft (Abb.18, 20, 35, 39 bis 42).

Die maximale CO₂-Abgabe von Eurypelma steigt zwar mit längerer Stimulationsdauer (und auch Gesamt-CO₂, Abb.22) an, erreicht aber schon bei 30 sec sehr hohe Werte (Abb.23). Dies trifft im Wesentlichen auch für Pandinus, Cupiennius und Lelurus zu. Noch

deutlicher ist dies, wenn nicht die Stimulationsdauer, sondern das Gesamt-CO₂ selber als Vergleichsbasis zur maximalen CO₂-Abgabe dient (Abb.25): Eurypelma erreicht schon bei verhältnismäßig geringer Aktivität (Gesamt-CO₂ ca. 1 ml) eine hohe maximale CO₂-Abgabe, die auch bei starker Erhöhung des Gesamt-CO₂ nur noch wenig gesteigert wird (es wird dann vor allem die Erholungszeit verlängert, siehe unten). Auffällig ist bei gleicher Stimulationsdauer (Abb.23) oder Gesamt-CO₂ (Abb.25) die etwa doppelt so hohe maximale CO₂-Abgabe von Pandinus. Dies kann mit der über 1,5-fachen respiratorischen Oberfläche bzw. doppelten Buchlungenzahl zusammenhängen. Im Vergleich dazu erreicht Leiurus eine wesentlich höhere maximale CO₂-Abgabe als Cupiennius. Bei einer Stimulationsdauer von 60 sec erhöht sich die CO₂-Abgabe bei Eurypelma von 5,2 µl/min auf 55 µl/min um das 10,6-fache des Ruhewertes, bei Pandinus entsprechend von 5,2 µl/min um das 21-fache auf 110 l/min (Abb.23).

Diese Werte für den "metabolic scope" sind - wie bei der O₂-Aufnahme - außergewöhnlich hoch. Dessen Höhe hängt jedoch stark vom jeweiligen Ruhewert ab: eine geringe Veränderung des Ruhewertes hat eine erhebliche Veränderung des "metabolic scope" zur Folge. Die hier verwendeten Ruhewerte sind nach dem in den Respirometern gemessenen sehr niedrigen minimalen O₂-Verbrauch bei 24°C und einem RQ von 0,71 berechnet. Die im Rahmen der Versuche mit Durchflußmeßsystemen ermittelten "Ruhe"-Werte liegen aber durchweg höher: z.B. $\dot{V}CO_2$ von Eurypelma und Pandinus bei 12 µl/min (Tab.5). Diese Werte - sie entsprechen eher den Ergebnissen anderer Autoren (Abb.15) - repräsentieren die "Ruhe"-Werte unter den nie vollständig ruhigen Laborbedingungen. Nähme man diese höheren Werte zur Berechnung des "metabolic scope", läge er nur bei jeweils etwa der Hälfte. Auch die von Herreld (1982) ermittelte "Ruhe"-O₂-Verbrauch von Vogelspinnen liegt etwa um 1/3 höher als der hier bestimmte. Der "metabolic scope" dort mit 6,3 bei langsam laufenden Vogelspinnen bei etwa der Hälfte des hier ermittelten Wertes.

Der Zeitverlauf der Erholungsphase nach Überschreiten der Maxima ist bei Spinnen und Skorpionen sehr unterschiedlich: die Halb-Erholungszeit ist für Pandinus bei gleicher Stimulationsdauer (Abb.24) bzw. Gesamt-CO₂ (Abb.26) nur etwa halb so lang wie bei Eurypelma (dafür ist die maximale CO₂-Abgabe etwa doppelt so hoch,

siehe oben). Ähnliche Verhältnisse zeigt auch der Vergleich zwischen Cuplennius und Leiurus. Nach sehr langer maximaler Aktivität werden die Ruhewerte von Pandinus spätestens nach 30 min, von Eurypelma jedoch erst nach über einer Stunde wieder erreicht (Abb.19). Die kürzere Erholungsdauer bei Pandinus ist eine Folge der bei gleichem Gesamt-CO₂ höheren maximalen CO₂-Abgabe. Pandinus ist daher eher wieder zu erneuter Aktivität fähig als Eurypelma. Beobachtungen an in Terrarien gehaltenen Eurypelma und Pandinus zeigten anhand von Laufspuren im Sandboden, daß Pandinus häufiger zu Aktivität neigt als Eurypelma, die bis zu mehreren Tagen weitgehend regungslos an einem Platz saßen.

Stigmenweite und CO₂-Abgabe

Stigmenweite und CO₂-Abgabe verlaufen bei Eurypelma, Pandinus, und Cuplennius in weitgehend linearem Verhältnis zueinander (Mittelwerte Abb.49). Ventilationsbewegungen mit folgender erhöhter CO₂-Abgabe konnten in keinem Fall festgestellt werden. Das bestätigt die Annahme, daß das Stigma einen Diffusionsregler darstellt, der mit dem Fick'schen Diffusionsgesetz beschrieben werden kann (lineares Verhältnis zwischen Querschnitt und diffundierender Gasmenge) und daß Diffusion der vorherrschende Atemmechanismus der Buchlungen ist (Kästner 1929, Krogh 1941, Hazelhoff 1926, Paul et al. 1987).

Bei Eurypelma und Pandinus stieg im Verlauf eines Meßzyklus bei einigen Individuen die Stigmenweite zwar etwas schneller als die CO₂-Abgabe und sank auch nicht ganz so schnell wieder auf die Ruhewerte (Abb.45 und 47 oben), jedoch waren die Unterschiede gering (Abb.48 A und D), daß sie im Vergleich zu den anderen Messungen innerhalb der Streuung liegen (Abb.49). Dennoch kann nicht ausgeschlossen werden, daß einige Individuen kurz nach Aktivität die Stigmen etwas schneller öffnen und im weiteren Verlauf der Erholungsphase weiter geöffnet halten, um z.B. die CO₂-Abgabe zu erleichtern (Abb.45). Bei den meisten Messungen lag jedoch ein lineares Verhältnis beider Größen vor (Abb.46 und 48 B, C, E).

Bei durch O₂-Defizit induzierter Vergrößerung der Stigmenweite erhöht sich entsprechend die CO₂-Abgabe, was die Kontrolle der CO₂-Abgabe durch die Stigmenweite beweist (Abb.54).

Auch wenn keine direkten Vergleichsmessungen zur O₂-Aufnahme durchgeführt wurden, kann aus dem weitgehend parallelen Verlauf von CO₂-Aufnahme und Stigmenweite einerseits und dem verschiedenartigen Verlauf von O₂-Aufnahme und Herzfrequenz (vgl. Abb.45 und 46) andererseits geschlossen werden, daß CO₂ die wichtigste Regelgröße für die Stigmenweite und damit die äußere Atmung darstellt.

Das Verhältnis von Stigmenweite und CO₂-Abgabe ist bei allen drei untersuchten Arten sehr ähnlich, aber nicht gleich (Abb.49). Wahrscheinlich ist daher der PCO₂ in den Buchlungen und damit auch in der Hämolymphe bei allen drei Arten ebenfalls ähnlich, vorausgesetzt, die wichtigste Diffusionsbarriere, die Sacculuswand ist etwa gleich dick. Für diese Annahme spricht, daß zumindest bei den bisher untersuchten Arachniden die Sacculuswände ähnlich dick zu sein scheinen: ca. 0,2 µm bei Tegenaria und anderen kleineren Spinnen (Strazny und Perry 1984, Anderson und Prestwich 1970) und ca. 0,3 µm bei Pandinus (S. Rödl, persönliche Mitteilung). Auch bei Eurypelma scheint die Dicke der Sacculuswand in einem ähnlichen Bereich zu liegen: sie muß < 0,89 µm sein (Paul et al. 1987; errechnet nach physiologischen Daten). Focke (1981) schätzte 0,02 µm (nach persönlicher Mitteilung von Prof. B. Linzen wahrscheinlich ein Druckfehler: eigentlich 0,2 µm). Auch bei einigen luftatmenden Krabben ist die Dicke der "Lungen"-Wand ähnlich: 0,2 µm nach Maitland (1986, nach verschiedenen Autoren) und 0,36 µm bei Pseudothelphusa garmani (Innes et al.1987).

Schwankungen von Herzfrequenz, Atmung und Stigmenweite

Die Erholungsphase wird bei Eurypelma häufig von eigentümlichen Schwankungen der O₂-Aufnahme, CO₂-Abgabe und Herzfrequenz begleitet (Abb.18, 32 bis 34, 37, 39), deren Periodenlänge im Bereich einiger Minuten liegt. Schwankungen der CO₂-Abgabe sind überdies mit Schwankungen der Stigmenweite gekoppelt (Abb.45, 46). Den Schwankungen folgt - wie bei einigen Experimenten festgestellt wurde - auch der respiratorische Wasserverlust (Abb.39) und der

arterielle PO_2 (Anstieg bei hoher CO_2 -Abgabe und umgekehrt, Abb.57). Sie traten bei Eurypelma häufig, aber nicht immer auf, und sind daher für die Funktion der Atmung nicht unbedingt notwendig. Anderson & Prestwich (1985) stellten bei langsam laufenden Vogelspinnen ähnliche Schwankungen der O_2 -Aufnahme fest und interpretierten diese als Ventilation. Eine wirksame Ventilation wäre aber mit einem erhöhten Gasaustausch verbunden und ließe sich nicht mit der linearen Beziehung zwischen Stigmenweite und CO_2 -Abgabe (Abb.48, 49) in Einklang bringen (siehe unten). Die Ursache für die Schwankungen im Gasaustausch könnte hingegen in Unregelmäßigkeiten der Herztätigkeit und damit der Perfusion der Buchlungen liegen. Die Stigmenweite würde dabei den jeweils veränderten O_2 - und/oder CO_2 - Druckdifferenzen zwischen der Hämolymphe und der Umgebungsluft folgen.

Die Unregelmäßigkeiten der Herztätigkeit in der Erholungsphase können mit einer möglichen Verteilerfunktion des Herzens in Zusammenhang stehen: venöse Hämolymphe mit anaeroben Stoffwechselprodukten der Lokomotionsmuskulatur (Laktat, H^+) aus dem Prosoma könnte vorwiegend ins Opisthosoma zur Mitteldarmdrüse gebracht, und die dort mit Glukose angereicherte Hämolymphe wieder ins Prosoma transportiert werden (postaktiver Glukose- und Laktatanstieg auf das etwa 10-fache zu je über 10 mMol/l (Paul und Storz 1987)).

Gesamtverlauf von Atmung, RQ und Herztätigkeit nach Aktivität

Während eines Meßzyklus verlaufen bei Eurypelma einerseits Herzfrequenz und O_2 -Aufnahme (Abb.43; schneller Anstieg, kurze hohe Maxima, etwas schnellere Erholung), andererseits die Stigmenweite, CO_2 -Abgabe und Wasserverlust parallel (langsamerer Anstieg, flache gedämpfte Maxima, etwas längere Erholungsdauer). Dies führt zu einer starken Verschiebung des RQ: vom Ruhewert 0,7 sinkt der RQ nach Aktivität auf etwa 0,5 ab, steigt dann langsam über den Ruhewert auf ca. 0,8 und sinkt dann erst wieder auf den Ruhewert (Abb.40). Auch bei Pandinus tritt dieser Effekt auf (Abb.42). Ein Vergleich von Herzfrequenz und CO_2 -Abgabe während eines Meßzyklus ergibt entsprechende Hysteresen (Abb.36, 43, 50). Ein ähnlicher Zeitverlauf von O_2 -Aufnahme und CO_2 -

Abgabe/Ventilation wurde auch von Herreid (1979) bei lokomotorischer Aktivität von Landkrabben, Cardisoma guanhumi, festgestellt: schneller Anstieg der O₂-Aufnahme, die erst 5 min später von parallel verlaufender maximaler CO₂-Abgabe und Ventilation gefolgt werden. Ventilation bei Krabben und Stigmenweite bei Arachniden sind dabei jeweils das Maß für die respiratorische Tätigkeit. Bei der Schabe Gromphodorrina portentosa wird vom selben Autor (1982) unter ähnlichen Versuchsbedingungen (Laufband) ein sehr schneller Anstieg der O₂-Aufnahme auf ein "steady state"-Niveau innerhalb weniger Minuten und eine sehr schnelle Erholung beschrieben, was für eine hohe aerobe Kapazität der Insekten im Gegensatz zu Spinnen oder Krabben spricht.

Auch beim Menschen ist die Koppelung von Herzfrequenz und O₂-Aufnahme einerseits und von CO₂-Abgabe und Ventilation (und damit auch des respiratorischen Wasserverlustes) bekannt. Valentin (1985, nach Rutenfranz 1964) beschreibt eine lineare Beziehung zwischen O₂-Aufnahme und Herzminutenvolumen. Whipp und Ward (1982) unterscheiden zu Beginn lokomotorischer Aktivität eine eng mit der Ventilation gekoppelte CO₂-Abgabe (dadurch sollen PCO₂ und pH nahe den Ruhewerten gehalten werden) mit einem langsamen Anstieg ($t_{63\%}$ = 50 bis 60 sec) von einer eng mit dem arteriellen PO₂ gekoppelten O₂-Verbrauch und Herzzeitvolumen mit schnellerem Anstieg ($t_{63\%}$ = 35 bis 40 sec, siehe auch Hughson und Inman 1985, Linnarsson 1974). Auffällig ist die bei Mensch und Spinne auftretende Koppelung von O₂-Verbrauch und Herzfrequenz bzw. CO₂-Abgabe und Ventilation/Stigmenweite. Die Zeitverzögerung zwischen dem Anstieg der O₂-Aufnahme und dem Anstieg der CO₂-Abgabe hat zum einen den trivialen Grund, daß erst O₂ aufgenommen werden muß, um CO₂ produzieren zu können. Zum anderen könnte es bei Spinnen wegen der fehlenden Gewebskapillarisation länger dauern, bis O₂ in das Gewebe eingedrungen ist (längere Diffusionstrecken ?) und bis das dort entstandene CO₂ wieder ins Blut und damit über einen venösen Pool, der wegen seiner Größe den CO₂-Transport weiter verzögert, wieder zu den Lungen gelangt. Eine CO₂-Retention beim Menschen nach 90 bis 120 sec dauernden Apnoe wird vor allem auf die gegenüber dem Blut hohe CO₂-Speicherkapazität der Muskulatur zurückgeführt (Tibbs und Stegemann 1969). Der gegenüber dem Menschen geringere PCO₂ von 14 bis ca. 17 Torr (Loewe und Brauer

de Eggert 1979) könnte bei Eurypelma eine Diffusion des CO₂ vom Gewebe ins Blut erleichtern.

Ein Teil der CO₂-Abgabe nach Aktivität ist sicher auf eine respiratorische Kompensation der metabolischen Azidose, die vor allem durch den hohen postaktiven Laktatspiegel der Hämolymphe von ca. 10 mmol/l (Paul und Storz 1987) hervorgerufen wird, zurückzuführen. Dafür spricht, daß die maximale CO₂-Abgabe nach Aktivität etwa gleichzeitig mit dem Maximum des Laktatspiegels auftritt (CO₂ 2 bis 10 min, Laktat ca. 10 min nach Ende der Aktivität) und weiterhin, daß die arteriovenöse pH-Differenz nach Aktivität mit 7,24/6,95 (Angersbach 1978) sehr viel höher ist als im Ruhezustand mit 7,49/7,45. Da aber nach Aktivität der RQ abfällt und nicht zunimmt, wie es bei einer erhöhten CO₂-Abgabe der Fall wäre, kann die respiratorische Kompensation keine überragende Rolle spielen. Auch das Auffüllen des O₂-Speichers der Hämolymphe, das umgekehrt zu einer RQ-Erhöhung führen würde, muß bereits in der ersten Minute der Erholungsphase erfolgt sein: die arteriovenöse Differenz des O₂-Gehaltes erhöht sich postaktiv von 2,6 auf 11,8 um 9,2 µlO₂/ml (Angersbach 1978). Dabei erhöht sich auch die Beladung des Hämocyanins von ungefähr 50 auf 100 %. Bei einem 15 g schweren Tier mit einem Hämolyphvolumen von ca. 3 ml werden dahe zusätzlich 27,6 µlO₂ aufgenommen, was bei einer maximalen O₂-Aufnahme von 95 µl/min innerhalb 17 sec möglich ist. Für eine genauere Beurteilung der Frage, zu welchen Anteilen die postaktive CO₂-Abgabe auf die Kompensation einer metabolischen Azidose und auf aerobe Energiegewinnung zurückzuführen sind, müßten vor allem die CO₂-Bindungseigenschaften der Hämolymphe im Ruhe- und postaktiven Zustand untersucht werden. Der durch die respiratorische Kompensation verringerte CO₂-Gehalt der Hämolymphe wird offensichtlich innerhalb der an der äußeren Atmung meßbaren Erholungszeit von ca. 1 h weitgehend normalisiert, da das Verhältnis von Gesamt-CO₂ zu O₂-Schuld wie der Ruhe-RQ etwa 0,7 ist: eine längerdauernde CO₂-Retention zur Normalisierung des CO₂-Gehaltes der Hämolymphe hätte eine längerfristige RQ-Ver minderung zur Folge. Das Verhalten von Atmung und Kreislauf bei Eurypelma zu Beginn der Erholungsphase ließe sich folgendermaßen erklären: der venöse pH und PO₂ ist stark gesunken (Angersbach 1978). Eine gleichzeitig geringe Öffnung der Stigmen hätte einen sprunghaften Anstieg der O₂-Aufnahme bei gleichzeitig geringer CO₂-Abgabe zur

Folge, weil die Partialdruckdifferenz zwischen dem Blut und der Atmosphäre für O_2 stets höher ist als für CO_2 (vgl. Angersbach 1978, Loewe und Brauer de Eggert 1979): bei geringer Stigmenöffnung fließt nun viel O_2 und wenig CO_2 . Die erhöhte O_2 -Aufnahme ermöglicht eine hohe CO_2 -Produktion, die jedoch erst mit starker Verzögerung die Buchlungen erreicht (siehe oben). Der langsam steigende Laktatgehalt der Hämolymphe wirkt verstärkend auf den venösen PCO_2 und damit die CO_2 -Abgabe. Die CO_2 -Abgabe und damit auch der Säure-Basen-Haushalt werden über die Stigmenweite reguliert (lineare Beziehung zwischen CO_2 -Abgabe und Stigmenweite). Würden die Stigmen gleich zu Beginn der Erholungszeit vollständig geöffnet, könnte der PCO_2 stark sinken und dies zu einer respiratorischen Alkalose führen.

Wasserverlust

Der Wasserverlust in Ruhe liegt bei Eurypelma und Pandinus etwa bei 10 mg/h (vgl. Tab.6). Nach Hadley (1970) überwiegt beim Skorpion Hadrurus arizonensis unter Ruhebedingungen unter $38^\circ C$ der cuticuläre Wasserverlust. Während Meßzyklen mit stark erhöhter respiratorischer Tätigkeit folgt der Wasserverlust von Zeitverlauf her im wesentlichen der CO_2 -Abgabe (Abb.31, 39, 40) und stellt - da die Stigmenweite im linearen Verhältnis zur CO_2 -Abgabe steht - wohl einen vorwiegend respiratorischen Wasserverlust dar. Die Versuchsreihen mit den Wasserabsorbern (Abb.31) ergeben dabei sehr viel höhere maximale Wasserverlustraten wie die mit der Feuchtsonde bestimmten (Abb.39, 40), deren Betrieb und Eichung mit technischen Problemen und Ungenauigkeiten behaftet war (vgl. Material und Methoden). Auch der Betrieb der Waage mit den Wasserabsorbern war nicht unproblematisch, die Eichung jedoch durch das direkte Wägeverfahren zumindest zuverlässiger als die der Feuchtsonde. Die nach dem Wägeverfahren ermittelten Daten (Abb.31) sind daher wohl genauer.

Auch wenn die beiden verwendeten Meßverfahren zu unterschiedlichen Werten des maximalen Wasserverlusts kommen, zeigen die sehr ähnlichen Verläufe des respiratorischen Wasserverlustes (Abb.40, Atemmaske) und dem des ganzen Tieres (Abb.41, Tier in Versuchskammer, sonst dasselbe Meßverfahren), daß bei Eurypelma

der respiratorische Wasserverlust überwiegt. Der Vergleich des maximalen Wasserverlustes zwischen Eurypelma und Pandinus mit seiner weitaus größeren respiratorischen Oberfläche und maximalen CO₂-Abgabe (Abb.31) zeigt jedoch kaum Unterschiede im Wasserverlust beider Arten (Anstieg jeweils auf den etwa 2,5-fachen Ruhewert von ca. 0,4 mg/min), was gegen das Überwiegen des respiratorischen Wasserverlustes spricht. Andererseits steigt bei Eurypelma der O₂-Verbrauch in Ruhe bei 30°C und hoher Luftfeuchte gegenüber 0 % Luftfeuchte auf etwa das Doppelte, während sich bei Pandinus der O₂-Verbrauch nicht erhöht. Wenn der respiratorische Wasserverlust auch unter Ruhebedingungen gegenüber der cuticulären Transpiration eine wesentliche Rolle spielt (er müßte dann mit steigendem O₂-Verbrauch steigen), könnte dies eine Anpassung an das Leben in Trockengebieten darstellen.

Angesichts dieser teilweise widersprüchlichen Ergebnisse und hohen Meßfehler kann nicht festgestellt werden, ob bei diesen Messungen der respiratorische oder cuticuläre Wasserverlust überwiegt. Gegen eine besondere Anpassung von Eurypelma und anderen Arthropoden aus Trockengebieten (siehe Tabelle 6) spricht, daß sich der Wasserverlust des Feuchtlandbewohners Pandinus in Ruhe davon kaum unterscheidet, und daß der maximale Wasserverlust bei Eurypelma und Pandinus etwa gleich hoch ist. Um die Frage besonderer Anpassungen der Arachniden an Trockengebiete genauer beantworten zu können, müßten vor allem noch Tiere aus Feuchtgebieten in dieser Hinsicht untersucht werden.

Stigmenweite bei veränderter Atemgaszusammensetzung

Die Modulationen des O₂- und CO₂-Gehaltes der Atemluft über die weiten Bereiche von 0 bis 25 Torr CO₂ bzw. 150 bis 0 Torr O₂ stellen eigentlich unphysiologische Reizungen dar. Da aber die Stigmen auf Reize dieser großen Spannweite reagieren und sich sogar Kennlinien bestimmen lassen, die diese Spannweite abdecken (Abb.53), kann man annehmen, daß entsprechende Partialdrucke auch im Tier vorkommen können (vgl. Loewe und Brauer de Eggert 1979: PCO₂ in Ruhe $\approx$ 14 bis 17 Torr, Angersbach 1978: PO₂ min = 0 Torr, PO₂ max ca. 95 Torr).

Ähnliche Experimente wurden bereits von Hazelhoff (1926) an Araneus und anderen kleinen Spinnen durchgeführt: mit steigendem CO₂-Gehalt der Atemluft öffneten sich die Stigmen mit einer ebenfalls sigmoiden (!) Kennlinie auf ein Maximum, das bei 10% CO₂-Gehalt (76 Torr) erreicht war. Entsprechende Versuche mit vermindertem O₂-Gehalt ergaben keine so klare Beziehung; die Stigmen öffneten sich jedoch unterhalb 10% O₂-Gehalt (76 Torr) auf linearer Kennlinie bis auf 1/3 des Maximalwertes, der bei etwa 2,5% O₂ (3,3 Torr) erreicht wurde. Davies und Edney (1952) und Cloudsley-Thompson (1957) stellten fest, daß sich die Stigmen verschiedener Spinnen bei einem CO₂-Gehalt der Atemluft von 10% vollständig öffnen. In ähnlichen Versuchen fanden Robinson und Paim (1969), daß die Stigmen von Araneus bei 1% CO₂- oder 100% O₂-Gehalt der Atemluft im Ruhezustand verbleiben und bei 8 bis 15% CO₂- oder 4 bis 8% O₂-Gehalt vollständig geöffnet sind.

Auch bei Insekten öffnen sich die Stigmen bei erhöhtem CO₂-Gehalt (Case 1956: Fliege; Hoyle 1960: Heuschrecke) und vermindertem O₂-Gehalt der Atemluft (Case 1956).

Die Versuche zeigen, daß es sowohl CO₂- als auch O₂-Rezeptoren zur Atmungssteuerung geben muß, deren eigentliche Kennlinien zwar nicht bekannt sind, aber im Bereich der Kennlinien der Stigmenweite liegen könnten. Die Latenz der Stigmenantwort auf O₂- und CO₂-Reize weisen auf die Lage der Rezeptoren im Kreislauf hin: Die kurze Reaktionszeit auf O₂-Reize läßt auf einen O₂-Rezeptor in der Buchlung oder zwischen Buchlung und Herz schließen. Da im Versuch nur jeweils beide Buchlungen einer Seite mit modulierter Luft überlagert wurden, mischte sich die aus diesen Buchlungen kommende Hämolymphe bereits im Herzen mit der der anderen unbeeinflussten Buchlungen: der Rezeptor muß also vor dem Herzen liegen.

Die lange Reaktionszeit auf CO₂-Reize läßt einen CO₂-Rezeptor fern der Buchlungen vermuten, weil die Verzögerung wegen ihrer langen Dauer nur auf den Kreislauf zurückgeführt werden kann. Vielleicht gibt es - ähnlich wie beim Menschen - zentrale CO₂-Rezeptoren, die die Atmung über die Stigmenweite regeln.

Da die Herzfrequenz sowohl bei verändertem O₂-Gehalt als auch bei verändertem CO₂-Gehalt der Atemluft weitgehend unverändert blieb, wird die Herzfrequenz wohl über andere Größen geregelt. Dies wäre Gegenstand weiterer Untersuchungen.

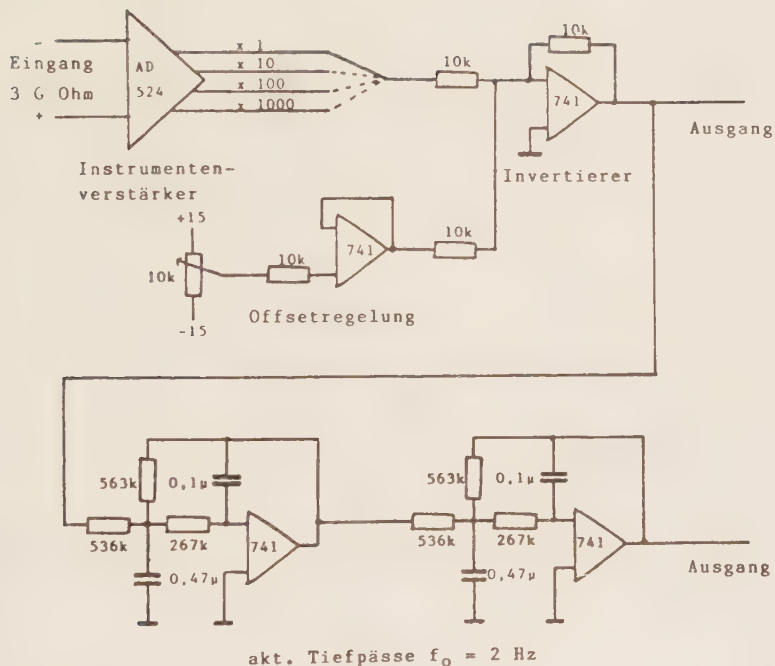
Literatur

- Anderson J.F. (1970): Metabolic Rates of Spiders. Comp. Biochem. Physiol. 33, 51-72
- Anderson J.F. und Prestwich K.N. (1980): Scaling of Subunit Structures In Book Lungs of Spiders (Araneae). J. Morphol. 165, 167-174
- Anderson J.F. und Prestwich K.N. (1982): Respiratory Gas Exchange in Spiders. Physiol. Zool. 55(1), 72-90
- Anderson J.F. und Prestwich K.N. (1985): The Physiology of Exercise at and above Maximal Aerobic Capacity in a Theraphosid (Tarantula) Spider, Brachypelma smithi. J. Comp. Physiol. B. 155, 529-539
- Angersbach D. (1978): Oxygen Transport in the Blood of the Tarantula Eurypelma californicum: PO₂ and pH during Rest, Activity and Recovery. J. Comp. Physiol. 123, 113-125
- Case J.F. (1956): Carbon Dioxide and Oxygen Effects on the Spiracles of Flies. Physiol. Zool. 29, 163-171
- Cloudsley-Thompson J.L. (1957): Studies in Diurnal Rhythms-V.Nocturnal Ecology and Water Relations in the British Cribellate Spiders of the Genus Ciniflo. J. Linn. Soc.(Zool).43, 134-152
- Culik B.M. und McQueen D.J. (1985): Monitoring Respiration and Activity in the Spider Geolycosa domifex (Hancock) Using Time-Lapse Television and CO₂ Gas Analysis. Can. J. Zool. 63, 843-846
- Davies M.E. und Edney E.B. 1952: The Evaporation of Water in Spiders. J. Exp. Biol. 29, 571-582
- Fincke T. (1985): Zur Atmungsphysiologie der Vogelspinne Eurypelma californicum: Ventilation, O₂-Verbrauch und Diffusion in Ruhe und Aktivität. Diplomarbeit, Zool. Inst. d. LMU München
- Fincke T., Tiling K., Paul R. und Linzen B. (1986): Relations Between Respiration and Circulation in the Tarantula Eurypelma californicum. Invertebrate Oxygen Carriers (Linzen B., ed.). Springer Verlag, Heidelberg
- Focke P. (1981): Zur Ventilation der Spinnen: Morphologie und Physiologie an der Vogelspinne Eurypelma californicum. Diplomarbeit, Zool. Inst. d. LMU München
- Foelix R. (1979): Biologie der Spinnen. Thieme-Verlag, Stuttgart
- Fraenkel G. (1930): Der Atmungsmechanismus des Skorpions. Ein Beitrag zur Physiologie der Tracheenlunge. Z. vergl. Physiol. 11, 656-661

- Greenstone M.H. und Bennett A.F. (1980): Foraging Strategy and Metabolic Rate in Spiders. *Ecology* 61 (5), 1255-1259
- Hadley N.F. und Hill R.D. (1969): Oxygen Consumption of The Scorpion Centruoides sculpturatus. *Comp. Biochem. Physiol.* 29, 217-226
- Hadley N.F. (1970): Water Relations of the Desert Scorpion, Hadrurus arizonensis. *J. Exp. Biol.* 53, 547-558
- Hazelhoff E.H. (1926): Die Regulierung der Atmung bei Insekten und Spinnen. *Z. vergl. Physiol.* 5, 179-190
- Hemmingsen A.M (1960): Energy Metabolism as Related to Body Size and Respiratory Surfaces and its Evolution. *Rep. Steno. Hosp.* 9 (2), 1-110
- Herreid C.F. II, Lee L. und Shah G. (1979): Respiration and Heart Rate in Exercising Land Crabs. *Resp. Physiol.* 36, 109-120
- Herreid C.F. II (1982): *Locomotion and Energetics of Arthropods*. Plenum Publishing Corp., New York
- Hoyle G. (1960): The Action of Carbon Dioxide Gas on an Insect Spiracular Muscle. *J. Ins. Physiol.* 4, 63-79
- Hughson R.L. und Inman M.D. (1985): Gas Exchange Analysis of Immediate CO₂ Storage at Onset of Exercise. *Resp. Physiol.* 59, 265-272
- Humphreys W.F. (1977): Respiration Studies on Geolycosa godeffroyi (Araneae: Lycosidae) and their Relationship to Field Estimates of Metabolic Heat Loss. *Comp. biochem. Physiol.* 57 A, 255-263
- Innes A.J., Taylor E.W. und El Haj A.J. (1986): Air-Breathing in the Trinidad Mountain Crab: A Quantum Leap in the Evolution of the Invertebrate Lung ? *Comp. Biochem. Physiol.* 87A, No.1; 1-8
- Kästner A. (1929): Bau und Funktion der Fächertracheen einiger Spinnen. *Z. Morph. Ökol. Tiere* 13, 463-558
- Krogh A. (1941): *The Comparative Physiology of Respiratory Mechanisms*. Dover Publ. Inc., New York, 55-61
- Lehmann U. und Hillmer G. (1980): *Wirbellose Tiere der Vorzeit*. Enke-Verlag, Stuttgart
- Linzen B. und Gallowitz P. (1975): Enzyme Activity Patterns in the Muscles of a Lycosid Spider, Cupiennius salei. *J. Comp. Physiol.* 96, 101-109
- Linnarsson D. (1974): Dynamics of Pulmonary Gas Exchange and Heart Rate Changes at Start and End of Exercise. *Act. Physiol. Scand. Suppl.* 415, 1-68

- Loewe R. und Linzen B. (1973): Hemocyanins in Spiders. I. Subunits and Stability Region of Dugesia californica hemocyanin. Hoppe-Seyler's Z. Comp. Chem. 354, 182-188
- Loewe R. und Brauer de Eggert H. (1979): Blood Gas Analysis and Acid-Base Status in the Hemolymph of a Spider (Eurypelma californicum) - Influence of Temperature. J. Comp. Physiol. 134, 331-338
- Löw A. (1983): Untersuchungen zur cuticulären und pulmonären Transpiration der Vogelspinne Eurypelma californicum. Diplomarbeit, Zool. Inst. d. LMU München
- Padmanabhanaidu B. (1966): Influence of Size, Sex, pH & Temperature on Heart Beat of the Scorpion, Heterometrus fulvipes. Ind. J. Exp. Biol. 4 (4), 206-208
- Parry D. und Brown R. (1959): The Hydraulic Mechanism of the Spider Leg. J. Exp. Biol. 36, 432-433
- Paul R., Fincke T. und Linzen B. (1986): Atmung und Kreislauf bei Vogelspinnen. Verh. Dtsch. Zoolog. Ges. 79, 352
- Paul R., Fincke T. und Linzen B. (1987a): Respiration in the Tarantula Eurypelma californicum: Evidence for Diffusion Lungs. J. Comp. Physiol. B 157, 209-217
- Paul R. und Storz H. (1987b): Zur Physiologie der Hämolymphe bei Spinnentieren. Abstract zur DZG-Jahresversammlung in Ulm
- Prestwich K.N. (1988): The Physiological and Anaerobic Constraints on Maximal Activity in Spiders. J. Comp. Physiol. B (im Druck)
- Punt A., Parker W.J. und Kuchlein J. (1957): Oxygen Uptake in Insects with Cyclic CO₂-Release. Biol. Bull. 112, 108-117
- Maitland D.P. (1986): Crabs that Breathe Air with their Legs - Scopimera and Dotilla. Nature 319, 493-495
- Robinson G.C. und Palm U. (1969): Regulation of External Respiration by the Book-Lung Spiracles of Spiders, Araneus diadematus Clerck and A. marmoreus Clerck. Can. J. Zool. 47, 355-364
- Schmidt G. (1980): Spinnen; Lebensweise, Haltung und Zucht. Albrecht Philler Verlag Minden
- Schmidt G. (1984): Skorpione und andere Spinnentiere. Albrecht Philler Verlag, Minden
- Schneidermann H.A. (1960): Discontinuous Respiration in Insects: The Role of the Spiracles. Biol. Bull. 119, 494-528
- Schwieger E. (1983): Digitale Butterworthfilter, Auslegungskonzepte und Anwendungen. Oldenbourg-Verlag, München-Wien

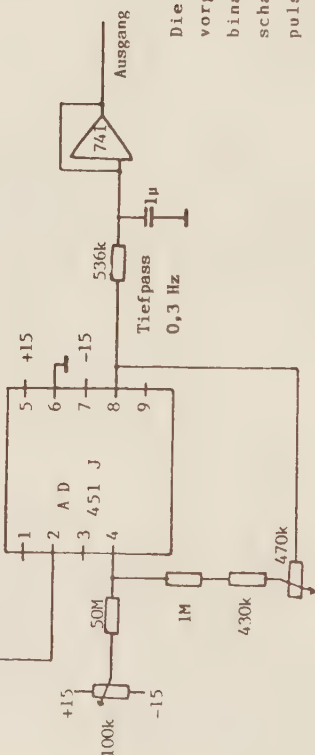
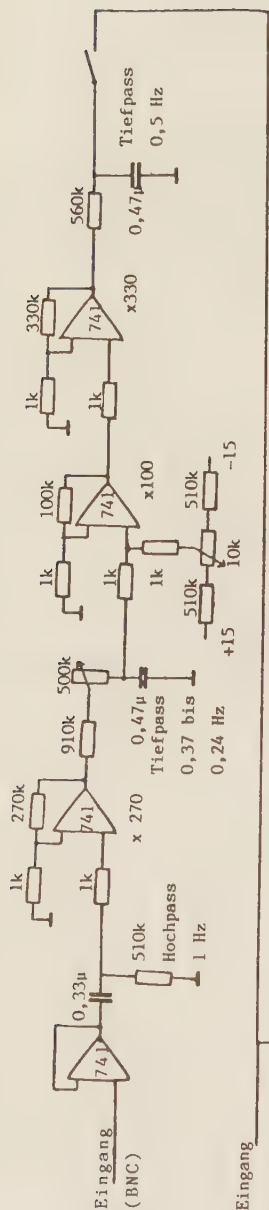
- Seymour R.S. und Vinegar A. (1973): Thermal Relations, Water Loss and Oxygen Consumption of a North American Tarantula. Comp. Biochem. Physiol. 44 A, 83-96
- Stegemann J. (1984): Leistungsphysiologie. 3.Aufl., Thieme-Verlag, Stuttgart.
- Stewart D.M. und Martin A.W. (1974): Blood Pressure in the Tarantula Dugesiella hentzi. J. Comp. Physiol. 88, 141-172
- Strazny F. und Perry S.F. (1984): Morphometric Diffusing Capacity and Functional Anatomy of the Book Lungs in the Spider Tegenaria spp. (Agelenidae). J. Morph. 182, 339-354
- Tibes U. und Stegemann J. (1969): Das Verhalten der endexpiratorischen Atemgasdrucke der O₂-Aufnahme und CO₂-Abgabe nach einfacher Apnoe im Wasser, an Land und apnoischem Tauchen. Pflüger's Arch. 311, 300-311
- Tiling K. (1986): Wechselwirkung zwischen Kreislauf und hydraulischem Bewegungssystem der Vogelspinne Eurypelma californicum. Diplomarbeit, Zool. Inst. d. LMU München
- Valentin H. (1985): Arbeitsmedizin. Thieme-Verlag Stuttgart
- Vyas A.B. (1974): Scanning Electron Microscopy of Book-Lungs of the Scorpion Heterometrus fulvipes. Ent. News 85, 88-91
- Vyas A.B. und Laliwala S.M. (1976): Anatomical Studies on the Book Lungs of the Scorpion Buthus tamulus with a Note on the Respiratory Mechanism. J. Anim. Morphol. Physiol. 23 (1 & 2), 3-7
- Whipp B.R. und Ward S.A. (1982): Cardiopulmonary Coupling During Exercise. J. Exp. Biol. 100, 175-193
- Wilson R.S. (1967): The Heartbeat of the Spider Heteropoda venatoria. J. Insect Physiol. 13, 1309-1329
- Wilson R.S. und Bullock J. (1973): The Hydraulic Interaction Between Prosoma and Opisthosoma in Amaurobius ferox (Chelicerata, Aranea). Z. Morphol. Tiere 74, 221-230
- Withers P.C. (1976): Measurement of VO₂, VCO₂ and Evaporative Water Loss with a Flow-Through Mask. J. Appl. Physiol. 42(1), 120-123
- Zoond A. (1934): The Localisation of the Respiratory Exchange in the Scorpion. Trans. Roy. Soc. S. Afri. 22, 18



Widerstände: Metallfilm, $\pm 1 \%$
 Kondensatoren: $\pm 5 \%$

Anhang 1

4 - Kanal - Differenzverstärker
 ($\times 1, 10, 100, 1000$) mit Offset-
 regelung und aktiven Tiefpässen
 verwendet als Eingangsverstärker
 zum ADC und Apple II+



Die dem Frequenz-Spannungswandler vorgeschalteten Hoch- Tiefpasskombinationen verhindern das Durchschalten des Wandlers bei "Doppelpulsen" und verstärken das Signal bis zur ± 15 V - Sättigung, um ein einwandfreies Arbeiten des Wandlers zu ermöglichen.

Anhang 2

Hoch - Tiefpass - Kombination mit Frequenz - Spannungswandler zur Erfassung der Herzfrequenz

Lebenslauf von Till Fincke

25. April	1952	Geburt in Hamburg-Rissen
September	1958	Volksschule in München
September	1962	Neusprachl. Gymnasium Starnberg
Januar	1966	Landschulheim Schondorf
Juni	1972	Abitur
1972 bis	1974	Schreinerlehre und Gesellenprüfung
1974 bis	1977	Restaurator für antike Möbel
November	1977	Beginn des Biologiestudiums an der LMU München
März	1985	Abschluß des Studiums mit Diplomprüfung in Biologie an der LMU München
anschließend		Doktorarbeit am Zoologischen Institut der LMU München

